111 2

22101692325

Med
K7399

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b28111114

LIBRARY OF THE
PRESENTED BY
BRITISH MEDICAL
CANCELLED

VORLESUNGEN

UEBER

ALLGEMEINE EMBRYOLOGIE

CANCELLED

VORLESUNGEN

UEBER

ALLGEMEINE EMBRYOLOGIE

VON

DR R. S. BERGH

DOCENT DER HISTOLOGIE UND EMBRYOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT KOPENHAGEN

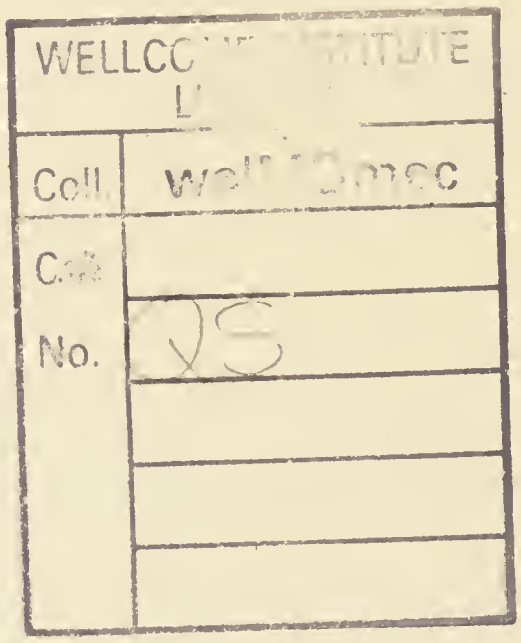
MIT 126 FIGUREN IM TEXT

WIESBADEN

C. W. KREIDEL'S VERLAG

1895

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.


WELLCO[illegible]STITUTE
L[illegible]
Coll. wel[illegible]mec
Call
No. QS

Druck von Carl Ritter in Wiesbaden.

CANCELLED

Vorwort

Das vorliegende kleine Buch ist, wie der Titel sagt, aus Vorlesungen entstanden, die zum ersten Male im Herbst 1885, zum dritten Male im Herbst 1894 an der Kopenhagener Universität gehalten wurden und welche 1887 zum ersten Male (in Dänisch) gedruckt erschienen. Der Zweck der Vorlesungen wie der des Buches war, eine Einführung in das verwickelte embryologische Studium zu bieten, welches sich nach und nach zu einer centralen Stelle in den biologischen Disciplinen emporgearbeitet hat. Ich versuchte es, die allgemeinen, hierher gehörigen Begriffe und Erscheinungen zu sammeln und durch Beispiele und Illustrationen zu erläutern. Die Begrenzung war nach mehreren Seiten hin keineswegs eine leichte, und einzelne Abschnitte stehen in etwas lockerem Zusammenhang mit dem Uebrigen; doch wurden sie mitgenommen, weil es für den Anfänger zweckmässig sein muss, in einem solchen Lehrbuch auch eine Orientierung über diese Sachen zu finden.

In den acht Jahren, die seit jener ersten Herausgabe verflossen sind, hat eine starke Weiterentwicklung der Embryologie stattgefunden. Ganz neue Forschungsrichtungen sind aufgekeimt oder sind noch im Keimen begriffen; ich denke dabei namentlich an die von Wilhelm Roux inaugurierten und von zahlreichen anderen Forschern seitdem angestellten experimentellen Untersuchungen, sowie an die

genauen Forschungen der neuen Zeit über die Reifung der Geschlechtsprodukte und über die Befruchtung.

Diese Forschungsrichtungen, namentlich die experimentelle Richtung habe ich in diesem Buche möglichst eingehend berücksichtigt. Denn wenn und wo in einem Wissenschaftszweig experimentell gearbeitet werden kann, sollte das immer geschehen. Wie viel man sich von dieser Richtung in der Embryologie erwarten darf, lässt sich zur Zeit noch schwer sagen; dass sie schon Wichtiges zu Tage gefördert hat, ist sicher. Und gerade für die Erziehung jüngerer Menschen zu wissenschaftlichen Arbeiten ist es bedeutungsvoll, so viel als möglich auf die richtige Anwendung der experimentellen Methode hinzuweisen. Genaues Beobachten und Experimentieren, das sind die Wege, die dem angehenden Forscher anzuweisen sind. In einem Anhang habe ich einige Methoden des embryologischen Arbeitens — leichtere und schwierigere — zusammengestellt Der Anfänger thäte wohl daran, dieselben durchzulesen und das Eine oder das Andere davon praktisch zu prüfen (es wird vorausgesetzt, dass Derjenige, welcher das Studium der Embryologie anfängt, mit der allgemeinen histologischen Technik einigermassen vertraut ist; die Angaben über Fixierung, Härtung u. s. w. der Embryonen sind desshalb nur sehr kurz gehalten).

Aus demselben Grunde, aus welchem die genau beobachtende und die experimentelle Forschungsrichtung in den Vordergrund gestellt wurden, habe ich mich gegen eine andere Richtung im Ganzen ablehnend verhalten. Nämlich gegen die naturphilosophische. Der Anfänger wenigstens sollte immer vor der Naturphilosophie verschont werden. Denn Nichts ist geeigneter, in dem Bewusstsein desselben die Grenze zwischen Sicherem und Hypothetischem, zwischen Beobachtetem und Erschlossenem zu verwischen, als die Erziehung in einer naturphilosophischen Schule. Man entsinnt sich noch, wie vor einer Anzahl von Jahren ein bekannter Anatom — und Lehr-

buchverfasser — erklärte, dass durch einige von ihm gemachte Beobachtungen eine früher aufgestellte Theorie zu einer „unumstösslichen Thatsache“ erhoben worden sei, um dann ein paar Jahre später dieselbe — seine „Thatsache“ — für irrthümlich zu erklären und sich nun mit frischem Muth einer neuen Theorie anzuschliessen. Kein Wunder dass, wenn ein naturphilosophischer Lehrer seinen Schülern seine Theorien als die Quintessenz der modernen Wissenschaft mittheilt, die Schüler dann anstatt gut zu beobachten, „beweisen“, was bewiesen werden soll, und schlechte Arbeiten liefern. Es wäre leicht, dies mit Beispielen zu belegen; doch möchte ich Persönlichkeiten vermeiden. Aber eine Reaktion gegen die naturphilosophische Richtung ist heutzutage sehr nöthig

Wenn mein Buch sich auch hauptsächlich an den Anfänger wendet, glaube ich doch nicht, dass es ganz ohne Interesse für weiter Vorgeschrittene sein wird. Denn ich war bemüht, mir überall ein möglichst selbständiges Urtheil zu bilden und man wird zahlreiche kritische Bemerkungen und allgemeine Erörterungen in den verschiedenen Kapiteln finden.

Kopenhagen, Mitte Februar 1895.

Inhalt

Vorwort

Seite

Erstes Buch. Die Lehre von der Befruchtung 1

I. Vergleich der Fortpflanzung und Entwicklung einzelliger und mehrzelliger Thiere — Conjugation der Infusorien — Fortpflanzung der koloniebildenden Flagellaten — Nothwendigkeit der Conjugation für die Erhaltung der Arten bei den Infusorien 3

II. Die Geschlechtsproducte der Metazoën — Bau der Spermatozoën und Vorgänge von allgemeinerer Bedeutung bei der Reifung derselben (Reduction der Kernmassen) — Bau und Reifung der Eier (Bildung der Richtungskörperchen) — Vergleich der Vorgänge bei der Samenbildung und Eireifung 21

III. Der Befruchtungsvorgang — Eindringen des Spermatozoons in das Ei; Eikern und Spermakern; Centrenquadrille und Ausbildung der ersten Furchungsspindel — Pathologische und physiologische Polyspermie — Parthenogenese (nothwendige und fakultative) 43

IV. Kurzer Abriss der Geschichte der Lehre von der Befruchtung 58

Zweites Buch. Die allgemeinen Entwicklungserscheinungen im Thierreich 63

V. Die erste Entwicklung des Eies nach der Befruchtung (Furchungsprozess) — Die Furchungstypen in ihrer Beziehung zum Bautypus des reifen Eies (Menge und Vertheilung des Nahrungsdotters) — Totale Furchung — Blastula, Morula, Plakula 65

VI. Die partielle Furchung — Vertheilung der Furchungstypen im Thierreich — Bemerkungen über die Mechanik der Furchung und Zelltheilung 86

Seite

VII. Bildung der Keimblätter (Ektoderm und Entoderm) — Verschiedene Modi dieses Vorganges: Immigration, Delamination, Invagination (und Epibolie) — Planula, Diblastula, Gastrula 102

VIII. Die Homologie der Keimblätter (Ekto- und Entoderm) — Versuche zur Ableitung der verschiedenen Bildungsmodi derselben — Verschiedenes Schicksal des Blastoporus bei verschiedenen Thieren . . 119

IX. Entwicklung der Geschlechtszellen und Differenzierung des Geschlechts — Entstehung der Gewebe und Organe aus den Keimblättern (Oberhaut, Nervensystem, Sinnesepithelien, Stomodaeum und Proctodaeum aus dem Ektoderm, Mesenteron, Chorda u. a. aus dem Entoderm) . . . 128

X. Organe und Gewebe, die nicht unmittelbar aus den Keimblättern, sondern durch Vermittlung kollektiver Anlagen hervorgehen — Entwicklung der Muskulatur, Exkretionsorgane, Leibeshöhle, Gefässe, Bindegewebe — Wachsthum mittelst Urzellen (Teloblasten) — Segmentierung 149

XI. Die Lehren von einem sogen. mittleren Keimblatt (Mesoderm) — Prüfung derselben und Nachweis ihrer Unhaltbarkeit — Die Bedeutung der zwei wirklichen Keimblätter 168

XII. Der Einfluss der Ernährungsverhältnisse auf die weitere Entwicklung thierischer Embryonen — Direkte Entwicklung und Metamorphose — Larvenorgane und Fötalorgane 184

XIII. Die experimentellen Untersuchungen über die Bedeutung der Furchungszellen für den Aufbau der einzelnen Theile des thierischen Embryos 195

XIV. Resorption und Regeneration von Geweben und Organen — Physiologische und pathologische Regeneration — Ungeschlechtliche Vermehrung durch Theilung 216

XV. Die cyclische Fortpflanzung und Entwicklung (Generationswechsel, Heterogonie, Parthenogenese und Paedogenese) — Eigenthümliche Fortpflanzung durch eigene Keimkörper (Statoblasten, Gemmulae) . . . 231

XVI. Die Beziehungeu der Embryologie zur Descendenztheorie — Erblichkeit und Variation als die Entwicklung beeinflussende Faktoren; Aehnlichkeiten der Embryonen mit weit zurückliegenden Vorfahren . . 244

XVIII. Kurzer Abriss der Geschichte der Embryologie 259

Anhang. Anleitung zu einigen Beobachtungen und Versuchen, embryologische Gegenstände betreffend 271

Sach-Register 287

Erstes Buch

Die Lehre von der Befruchtung

I

Vergleich der Fortpflanzung und Entwicklung einzelliger und mehrzelliger Thiere — Conjugation der Infusorien — Fortpflanzung der kolonienbildenden Flagellaten — Nothwendigkeit der Conjugation für die Erhaltung der Arten bei den Infusorien

Der Zweig der Naturwissenschaft, welcher Embryologie genannt wird, handelt von den beim individuellen Entstehen der Organismen zu Tage tretenden Erscheinungen, und seine letzte Aufgabe ist die Erkenntniss der physikalischen Ursachen dieser Erscheinungen. Von diesen Ursachen haben wir aber vor der Hand keine begründete Vorstellung. So wenig wie der Krystallograph im Stande ist, anzugeben, weshalb ein bestimmter Stoff gerade diese bestimmte Krystallform annimmt, eben so wenig vermögen wir den Grund dafür anzugeben, weshalb gerade dieses oder jenes Ei diese oder jene Entwicklung durchmacht. Wenn man ein weibliches Thier, z. B. ein Froschweibchen, Eier legen und das Männchen derselben Art darüber den Samen ergiessen sah, dann kann man mit der grössten Sicherheit voraussagen, dass aus diesen befruchteten Froscheiern unter normalen Umständen Frösche entstehen werden, ebenso wie der Chemiker, indem er zwei Verbindungen zusammenbringt, mit Genauigkeit die Bildung bestimmter Krystallformen voraussagen kann; aber über die Ursachen dafür, dass gerade diese oder jene Form sich bildet, wissen wir Nichts, weder in dem einen, noch in dem anderen Falle. Dies sei gleich an dieser Stelle hervorgehoben, weil in verschiedenen Schriften berühmter Embryologen behauptet wird, sie hätten die „mechanischen Ursachen“ der Entwicklungsvorgänge erkannt; freilich haben diese Forscher zu dem genannten Zweck sehr verschiedene Wege eingeschlagen. In der That haben

diese Verfasser aber nur gewisse Erscheinungen aus der Entwicklungsgeschichte verallgemeinert und mit gewissen, einfach mechanischen Vorgängen verglichen, oder sie haben das Wort „mechanische Ursache“ in ganz anderem Sinne, als man es sonst gebraucht, verwendet. Von einer wirklichen Causalitätserkenntniss ist bei ihnen keine Rede. Die Entwicklungsgeschichte ist thatsächlich noch mit der Ermittlung der Erscheinungen beschäftigt; doch machen sich in der neuesten Zeit Bestrebungen geltend, die, wenn weiter entwickelt, zu einer wirklich tieferen Einsicht führen könnten. Hauptsächlich haben wir uns also hier mit einer Erörterung der Vorgänge zu beschäftigen, durch welche der komplizierte Organismus aus dem befruchteten Ei, also durch die geschlechtliche Fortpflanzung entsteht. Aber ehe wir anfangen, diese Vorgänge in ihren verschiedenen Modifikationen zu untersuchen, muss zunächst die Frage behandelt werden, wie es sich bei den einfachsten, niedersten Organismen, bei welchen es keine Eier und Samenzellen giebt, mit der geschlechtlichen Fortpflanzung und mit der Entwicklung verhält. Dies wird der Hauptgegenstand dieses Abschnitts sein.

Bei sehr vielen niedersten Organismen hat man — trotzdem dieselben gerade in der neueren Zeit Gegenstand sehr eifrigen Nachforschens waren — keine Spur einer geschlechtlichen Fortpflanzung gefunden, und es ist wahrscheinlich, dass sie in der That hier nicht auftritt. Wir beschäftigen uns in dem Folgenden nur mit solchen Formen, bei welchen die Existenz der geschlechtlichen Fortpflanzung nachgewiesen oder wenigstens sehr wahrscheinlich ist.

Die genauere Kenntniss der Organisation und Entwicklung der Thiere hat zwei Hauptabtheilungen derselben und zwar von sehr ungleicher Grösse unterscheiden lassen: Protozoën oder einzellige und Metazoën oder mehrzellige Thiere. Es giebt zwar kolonienbildende Protozoën, die mehrzellig genannt werden müssen; aber auch für diese hat der fundamentale Organisationsunterschied von den Metazoën volle Geltung, welcher in folgenden Worten zusammengefasst werden kann: bei den Protozoën erhält sich die Individualität der Zelle in vollkommener Reinheit; bei den Metazoën wird sie mehr oder weniger ver-

wischt. Ein jedes Metazoon ist aus einer grösseren oder geringeren Anzahl von Zellen aufgebaut, von welchen jede ihre spezielle Funktion hat, und welche nicht im Stande sind, ein isoliertes Dasein für längere Zeit zu führen; von dem übrigen Thierkörper abgetrennt, gehen sie schnell zu Grunde. Eine Muskel- oder Nervenzelle z. B. hat für ihre Ernährung, die sie nicht selbst besorgen kann, andere Zellen nöthig; eine Drüsenzelle kann nicht fungieren, ohne dass sie von Nervenzellen beeinflusst wird (wird der eine Drüse versorgende Nerv durchschnitten, degenerieren die Drüsenzellen) u. s. w. Die bei weitem grösste Anzahl der Protozoën sind dagegen schlechthin einzellige Organismen. Eine Amöbe und ein gewöhnliches Infusionsthier z. B. besteht nur aus einer einzigen Zelle, die eine ausserordentlich hohe und allseitige Organisation besitzen kann: das Protoplasma eines solchen Infusionsthiers ist gewöhnlich in zwei Hauptschichten (Ektoplasma und Entoplasma) differenziert, welche noch weiter spezialisiert sein können, und von welchen jede ihre besonderen Baueigenthümlichkeiten und ihre besondere funktionelle Bedeutung hat: die äussere trägt Wimperhaare und enthält öfters kontraktile (muskulöse) Fasern, besorgt also die motorischen (und sensitiven) Funktionen, während dagegen die innere Schicht die Resorption der Nahrungsstoffe, sowie die Absonderungen besorgt; auch die Kerne sind stark differenziert, worüber unten Näheres. Alle Funktionen sind also hier in die einfache Zelle zusammengedrängt. Selbst bei den erwähnten mehrzelligen, kolonienbildenden Protozoën wird die Individualität der einzelnen Zellen ganz wohl bewahrt, und die Zellen einer solchen Kolonie sind fast immer vollkommen gleichartig ausgebildet; sowohl unter den Rhizopoden als unter den Geisselinfusorien (Flagellaten) und eigentlichen Infusorien (Ciliaten) werden solche kolonienbildende Formen angetroffen. Nur bei ganz vereinzelten Arten wird eine höhere Differenzierung erlangt, welche einen Schritt nach den Metazoën hin bezeichnet: indem nämlich einzelne Zellen einer solchen Kolonie als Geschlechtszellen, als Eizellen oder als Samenzellen (Spermatozoën) sich ausbilden, während alle anderen Zellen der Kolonie rein vegetativ sind.

Es ist eine leicht verständliche Thatsache, dass in Zusammenhang mit dem oben besprochenen Bau-Unterschied ein fundamentaler

Unterschied in der Lebens- und Entwicklungsgeschichte eines Protozoons und eines Metazoons existieren muss. Vergleicht man z. B. die Entwicklungsgeschichte eines Infusionsthiers mit derjenigen eines Schwammes oder eines Hydroidpolypen — um nun gerade die niedrigsten, den Protozoën am nächsten verwandten, mehrzelligen Thiere zu nehmen, so findet man so gut wie gar keine Uebereinstimmung. Das Infusionsthier entsteht als selbständiges Individuum gewöhnlich durch Quertheilung eines Mutterthieres und macht gewöhnlich während seines Lebenslaufes keine wesentlichen Formveränderungen durch; es findet keine Umbildung, sondern nur ein Wachsthum statt; es wird nicht aus einem einzelligen ein vielzelliger, nicht aus einer einfachen Anlage ein komplizierter Organismus; nur die wegen der anfänglichen Unvollständigkeit ursprünglich fehlenden Organe legen sich an. So muss sich bei dem hinteren, aus der Quertheilung hervorgehenden Individuum gewöhnlich der Mund neubilden, während die kontraktile Vakuole meistens bei dem vorderen neugebildet wird; in einigen Fällen, so z. B. bei Stylonychia wird während der Theilung fast der ganze Wimperapparat des Mutterthieres zuerst rückgebildet und dann doppelt, als Wimperapparat der beiden Tochterthiere gänzlich neugebildet. Es finden sich zwar auch Protozoën, die während ihrer individuellen Lebensgeschichte etwas grössere Formveränderungen durchmachen: als Beispiel dafür kann die in Fig. 1, A—C dargestellte, kleine Süsswasser-Rhizopodenform, Microgromia socialis R. Hertwig angeführt werden. Diese (der Gruppe der Monothalamien angehörige) Art hat in erwachsenem Zustande eine Schale mit einer Oeffnung, durch welche sie ihre langen, feinen Pseudopodien (Ausläufer des Protoplasmas) hinausstrecken kann. Theilt sich nun ein solches Individuum, so gehen aus der Theilung nicht zwei gleiche Hälften hervor, sondern das eine Individuum bleibt in der alten Schale und bewahrt ganz die Form und die Lebensweise des Mutterthiers; das andere Theilstück ist dagegen anfangs ganz nackt, hat keine Schale; es zieht nun sehr bald seine Pseudopodien ein, rundet sich ab und bildet an dem einen Ende seines ovalen Körpers zwei Wimperhaare (Geisseln) aus, mittels deren es eine Zeit lang im Wasser herumschwärmt; erst später nimmt es die definitive Form an, zieht die Geisseln ein,

streckt Pseudopodien aus und bildet eine Schale. Es finden sich mehrere Beispiele derartiger Formveränderungen bei den Protozoën während der individuellen Entwicklung; die allergrössten Formen derselben, die Radiolarien, pflanzen sich durch ungeheuer kleine

Fig. 1 A.

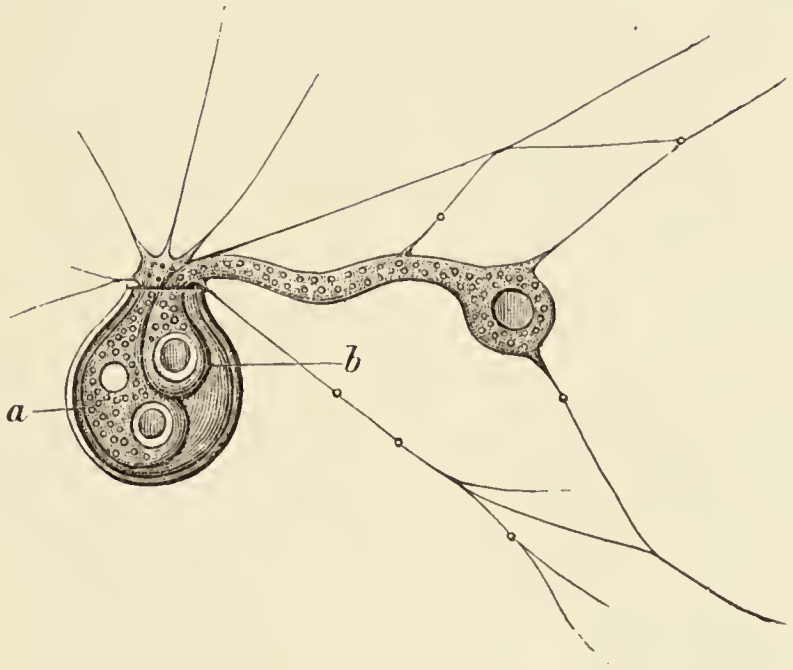


Fig. 1 A. Microgromia socialis in Theilung. a das in der Schale bleibende. b das auskriechende Individuum.

Fig. 1 B.

Fig. 1 B. Letzteres im Begriff sich zu einem Schwärmer umzubilden.

Fig. 1 C.

Fig. 1 C. Das Schwärmerstadium.

Fig. 1 A—C nach R. Hertwig (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10. Supplementheft).

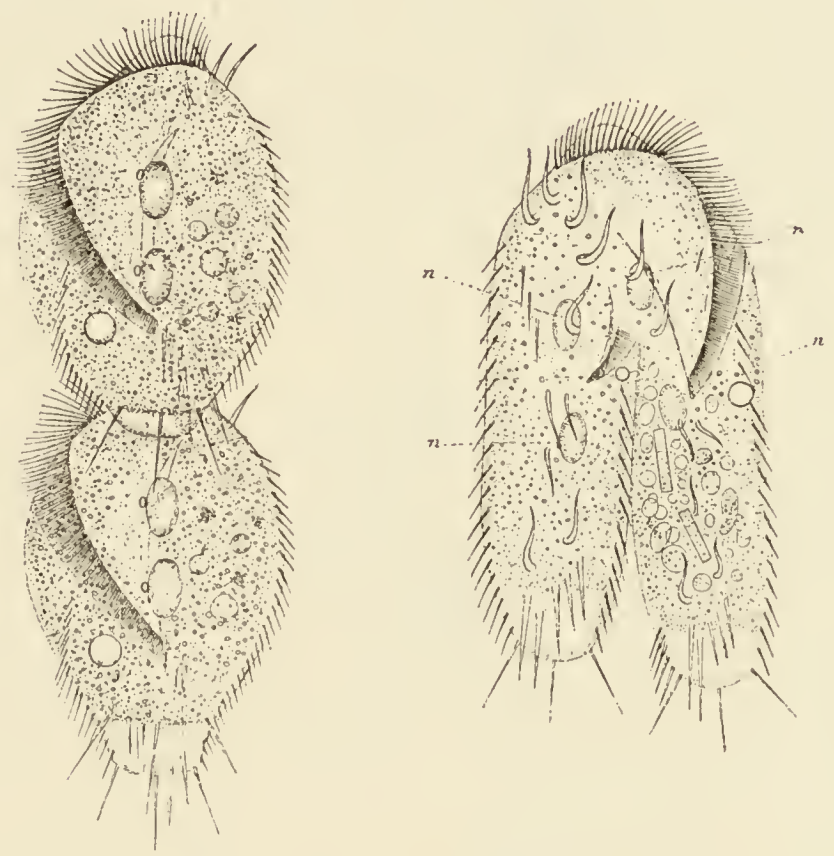
Schwärmer fort, und diese müssen, um den fertigen Zustand zu erreichen, ganz bedeutende — übrigens zur Zeit noch fast unbekannte — Umbildungen durchlaufen. Aber alle diese Umbildungs- und Ausbildungsvorgänge sind total verschieden von den Umbildungen, welche bei dem Entstehen eines jeglichen Metazoons aus dem Ei stattfinden. Untersucht man z. B. die erste Entwicklung des Eies eines Schwammes oder eines Hydroidpolypen nach der Befruchtung,

so stellt sich heraus: zunächst, dass sich die Eizelle in 2, 4, 8 u. s. w. gleichartige Zellen theilt, welche in festem Verband mit einander bleiben, und dann, dass die Zellen — wenn eine gewisse, bei verschiedenen Arten verschiedene Zahl derselben erreicht ist — sich verschiedenartig ausbilden, indem einige diesen, andere einen anderen Charakter annehmen; sie ordnen sich dabei zu Keimblättern oder Keimschichten verschiedener Art an, und durch weitere Differenzierung und verschiedenartige Ausbildung für verschiedene Funktionen entsteht erst der ganze, zusammengesetzte Thierkörper. Die Grundzüge dieser Vorgänge werden in dem zweiten Buch näher erörtert werden. Der eben besprochene Unterschied in der Lebens- und Entwicklungsgeschichte eines Protozoën- und eines Metazoën-Individuums ist ja, wie leicht einzusehen ist, ein ganz fundamentaler.

Wenn nun die Frage sich aufdrängt: „kann denn gar kein wirklich begründeter Vergleich der Entwicklung der Protozoën und der Metazoën unternommen werden?“, so kann dies zwar geschehen, aber allerdings auf einem ganz anderen Wege, als dem oben eingeschlagenen. Die Parallele darf nämlich nicht zwischen der Lebensgeschichte eines einzelnen Infusorien-Individuums und eines einzelnen Metazoën-Individuums gezogen werden; sondern ein ganzer Cyclus auf einander folgender Generationen von Infusionsthieren muss dem einzelnen Metazoën-Individuum gegenübergestellt werden. Um diese These zu begründen, müssen wir die Lebensgeschichte einer solchen Reihe von Generationen irgend einer Infusorienart untersuchen. Bei den genannten Thieren findet nun von Zeit zu Zeit ein Vorgang statt, der von der grössten Bedeutung für die Erhaltung der Art ist und der als Conjugation oder Zygose bezeichnet wird. Dieser Vorgang besteht darin, dass zwei — gewöhnlich ganz gleich ausgebildete — Individuen sich der Länge nach an einander legen und theilweise mit einander verschmelzen (Fig. 2 B); in dieser Weise kann eine Mischung und ein Austausch gewisser Körperbestandtheile erzielt werden. Wenn viele Individuen einer Infusorienart in einer Kultur vorhanden sind, tritt die Conjugation unter denselben nur in gewissen Perioden, dann aber sozusagen epidemisch auf, so dass man an gewissen Tagen

fast nur gepaarte, meistens aber nur einfache Individuen findet; die gepaarten Individuen sind gewöhnlich von geringerer Grösse als normale Individuen. Wenn die zwei conjugierenden Individuen einige Zeit mit einander herumgeschwommen sind — während dieser Zeit finden oft ähnliche Rückbildungen und Neubildungen des Wimperapparates statt, wie bei der Theilung, und bei Formen, die viele Flüssigkeitsräume enthalten, wird Wasser ausgestossen, so dass das Protoplasma dicht wird — so lösen sie sich wieder von einander

Fig. 2 A. Fig. 2 B.



Stylonychia mytilus in Theilung (A) und in Conjugation (B). n Hauptkerne. Nach Stein (der Organismus der Infusionsthiere. I.).

ab und trennen sich schliesslich gänzlich; sie wachsen nun — jedes für sich — eine Zeit lang und fangen dann an, sich durch Quertheilung zu vermehren (Fig. 2 A); wie das Infusor zufolge seiner ganzen Organisation eine Zelle ist, so sind auch die Quertheilungen einfache Zelltheilungen Erst nach einer grossen Anzahl von Theilungen fangen dann die Thiere wieder an massenhaft Conjugationen einzugehen, und damit ist ein solcher Cyclus von Generationen zu Ende.

Die inneren Vorgänge, welche sich während des Conjugationsvorgangs im Körper der beiden verbundenen Individuen abspielen,

sind in der neuesten Zeit genauer erforscht worden und bieten wegen der Uebereinstimmung mit den Vorgängen der Befruchtung bei den höheren Thieren (und Pflanzen) ein ausserordentliches Interesse dar. Bei fast allen eigentlichen Infusorien (Ciliaten) finden

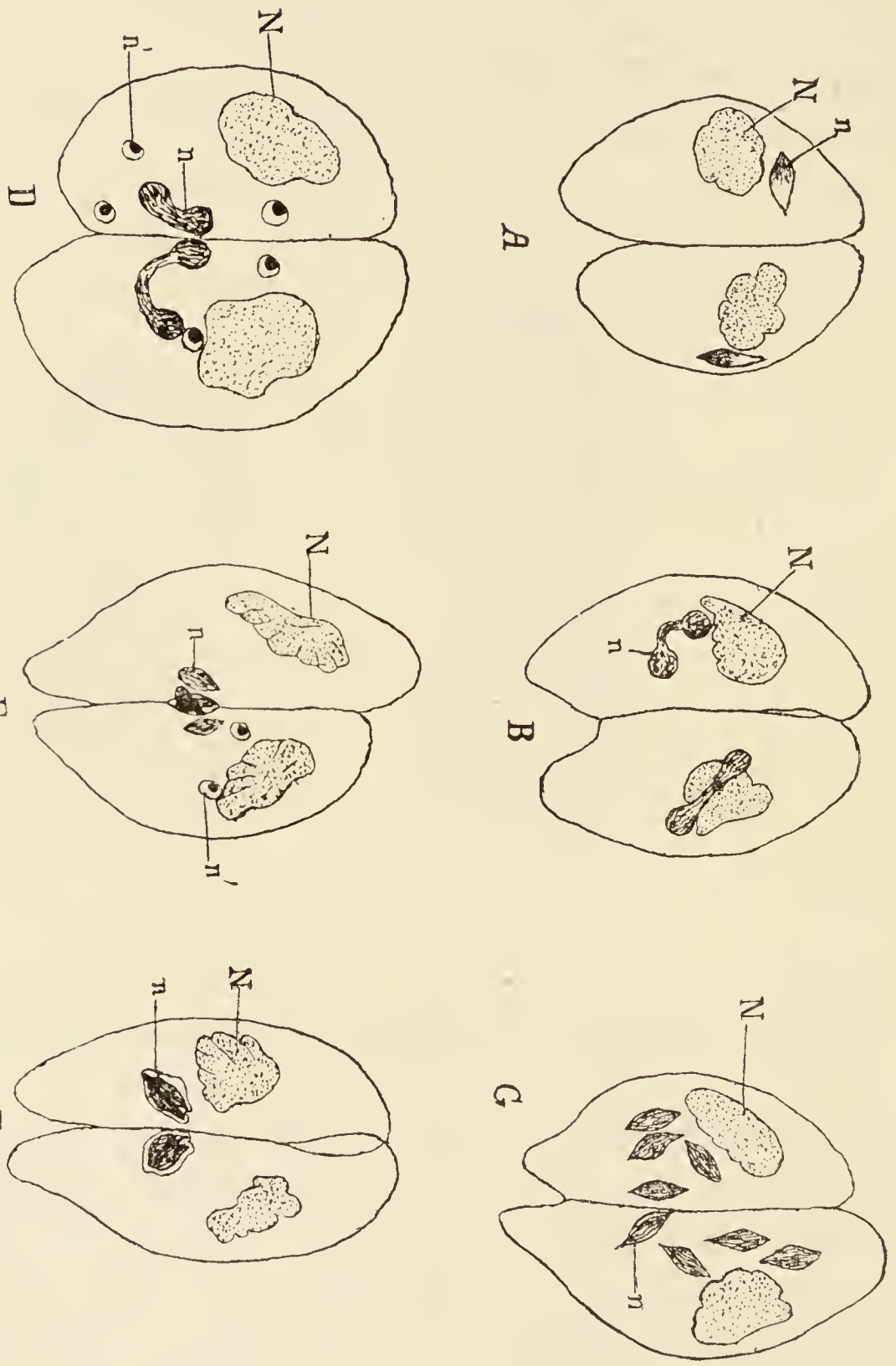


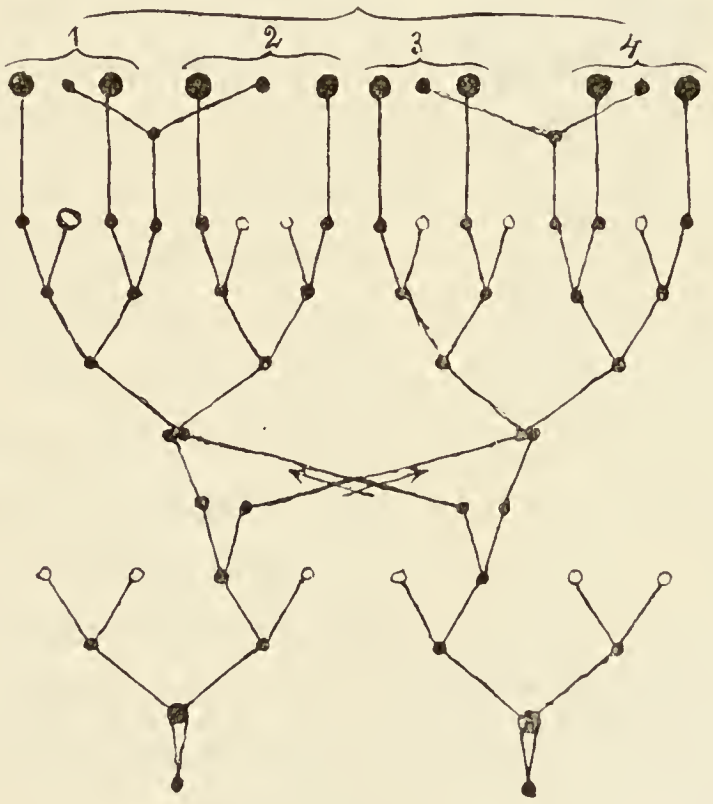
Fig. 3 A—F. Sechs Stadien aus der Conjugation von Paramaecium caudatum nach Maupas (Arch. de zool. exp. et gén. Ser 2 Tom. 7).
A erstes Stadium; einfache Haupt- und Nebenkerne (N und n). B Nebenkerne in der ersten Theilung. C Durch weitere Theilungen sind in jedem Individuum 4 Nebenkerne entstanden. D Einige Nebenkerne (n') im Untergehen begriffen; ein Nebenkern in jedem Individuum in Theilung begriffen. E Zwei Nebenkerne sind in Ueberwanderung begriffen. F Der Wanderkern und der stationäre Kern haben sich in jedem Individuum aneinandergelegt; Hauptkern noch ziemlich unverändert.

sich, anstatt des einfachen Zellkerns, deren zweie, die sehr verschiedenartig ausgebildet sind (jeder derselben kann in einem oder in mehreren Exemplaren vorhanden sein; in der Beziehung herrscht grosse Verschiedenheit zwischen den einzelnen Arten). Der eine,

weit grössere Kern wird als Hauptkern oder als vegetativer Kern, der andere, kleinere als Nebenkern oder Geschlechtskern bezeichnet. Bei der Conjugation — wir nehmen den einfachen Fall, wo nur ein Nebenkern vorhanden ist — theilt sich nun der Nebenkern, und die Theilung wiederholt sich, so dass in jedem der conjugierenden Individuen bald vier Nebenkerne vorhanden sind. Von diesen werden nun drei unterdrückt: sie schrumpfen und verschwinden vollständig während der folgenden Phasen; der vierte aber theilt sich noch einmal, und der eine Tochterkern (der „Wanderkern“) wandert nun von jedem Individuum in das andere hinüber und legt sich dem anderen dort verbliebenen („stationären“) Tochterkern dicht an (vergl. Fig. 3, A—F). Die beiden Kerne verschmelzen nicht ganz mit einander, sondern legen sich nur an einander und bilden sich zusammen in die erste Theilungsfigur um, in der Art, dass die Chromosomen jedes derselben gesondert von denjenigen

Fig 4

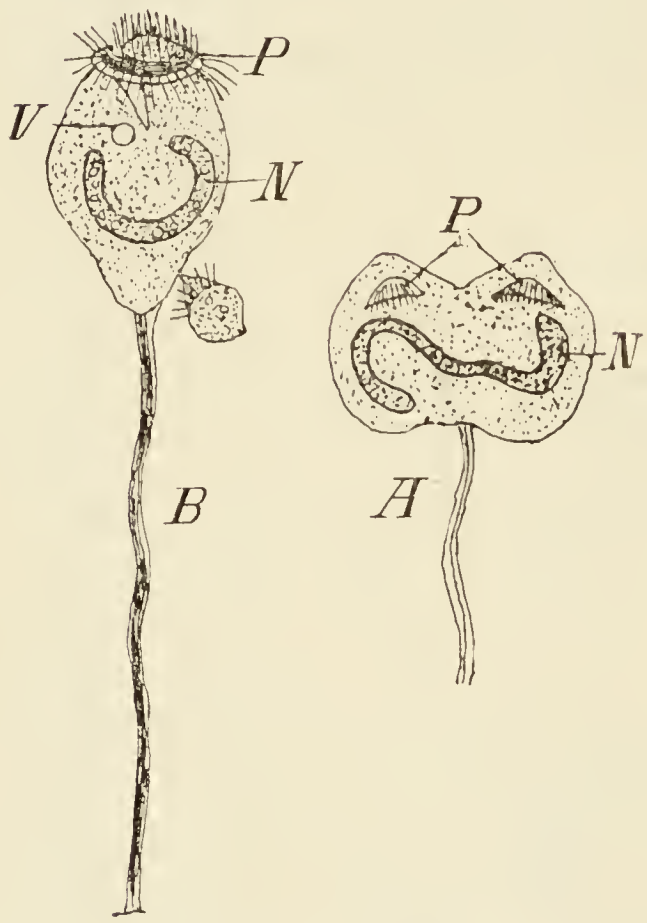
Erste Quertheilung.



Schema der Geschichte der Nebenkerne bei zwei conjugierenden Individuen von Paramaecium caudatum nach Maupas a. a. O. (vergl. den Text). 1, 2, 3, 4 sind die Kerne der vier aus den zwei ersten Theilungen hervorgehenden Individuen (jeder dieser enthält noch zwei Hauptkerne und einen Nebenkern; erst nach der zweiten Theilung treten wieder die normalen Kernverhältnisse ein, indem jedes der Theilstücke einen Hauptkern bekommt, während der einfache Nebenkern sich wie gewöhnlich theilt). Durch die Pfeile sind die Wanderungen der Wanderkerne angegeben. Auch einige der Descendenten der durch die Kernconjugation entstandenen Nebenkerne gehen zu Grunde (alle zu Grunde gehende Kerne sind als helle Kreise dargestellt).

des anderen bleiben. Mit dem Uebertritt der Wanderkerne ist der wesentlichste Zweck der Conjugation erreicht und die Individuen trennen sich nun bald von einander. Schon während oder bald nach der Conjugation fängt meistens eine Rückbildung des Hauptkerns bei beiden Individuen an: er ändert seine Form und zerfällt bald, erst in grössere, dann in kleinere Bruchstücke, geht jedenfalls als morphologischer Bestandtheil des Körpers gänzlich zu Grunde, während neue Hauptkerne sich aus einigen Descendenten des conjugierten Nebenkerns bilden; aus anderen derselben gehen die Nebenkerne der Tochterindividuen hervor (vergl. hierzu das Schema Fig. 4). Gewöhnlich sind, wie in dem oben dargestellten Falle, die conjugierenden Individuen gleich an Grösse und Beschaffenheit, und die Verschmelzung während der Conjugation ist keine vollständige; bei den Glockenthierchen (Vorticelliden) ist aber das eine der conjugierenden Individuen viel kleiner und freischwimmend, das andere grösser und festsitzend (Fig. 5). Hierdurch ist schon eine Art geschlechtlicher Differenzierung gegeben, indem man das kleinere, freischwimmende Individuum als männlich, das grössere, festsitzende als weiblich bezeichnen könnte; ausserdem findet hier eine vollständige Verschmelzung beider statt, bevor die Theilungen — welche hier Längstheilungen sind — anfangen.[1])

Fig. 5.



Vorticella microstoma (nach Stein aus Claus, Lehrb. d. Zool.). A in Theilung, B in Conjugation (Anfang derselben). N Hauptkern, P Peristom, V kontraktile Vakuole.

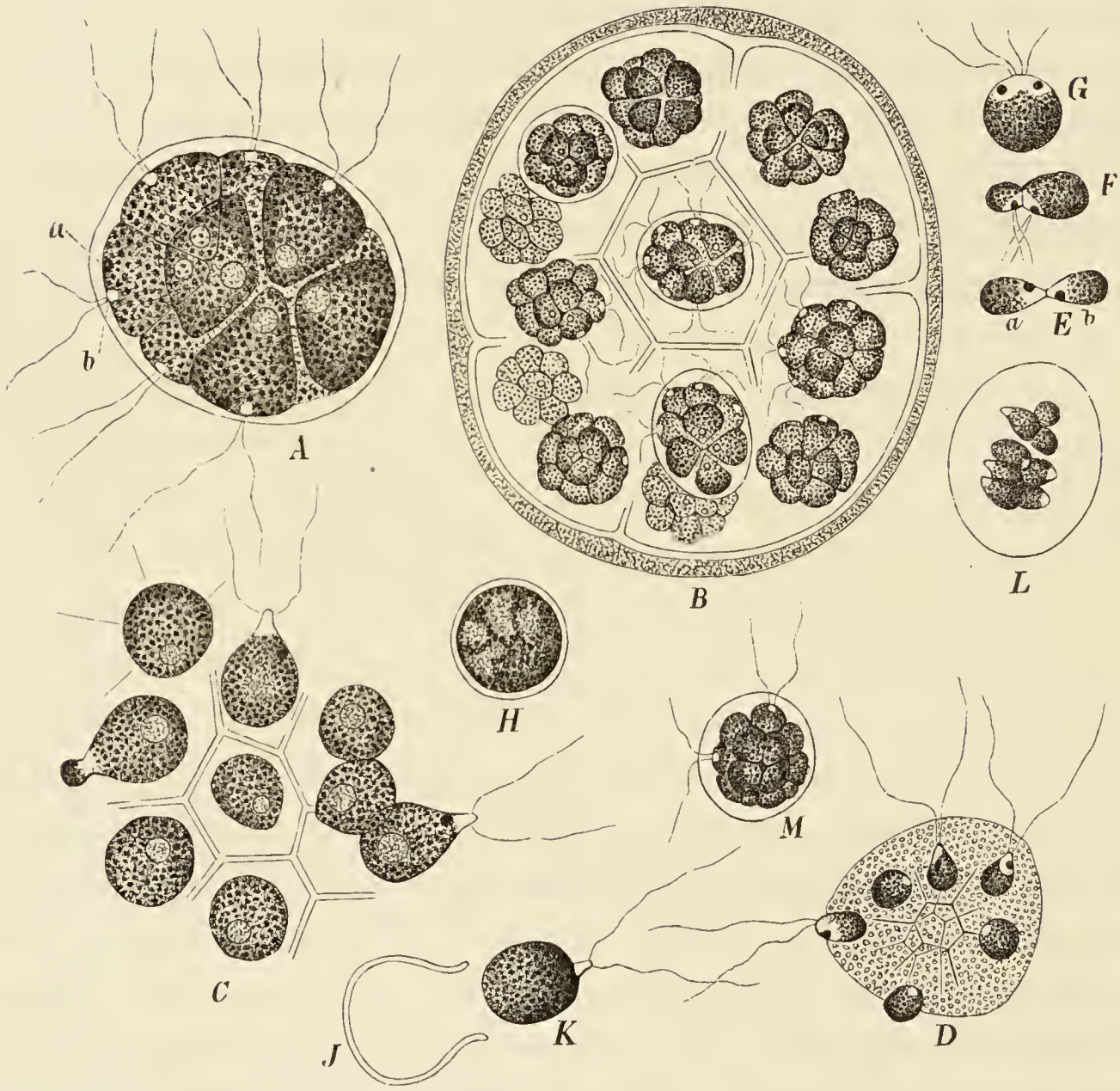
Wir werden später genauer auseinandersetzen müssen, wie grosse Uebereinstimmung dieser Conjugationsvorgang der Infusorien mit der Befruchtung, der Vereinigung von Ei- und Samenzelle bei den höheren Thieren darbietet. Vorläufig sei darüber nur Folgendes bemerkt. Der Vergleich muss in dieser Weise gezogen werden: die Eizelle

und die Samenzelle, welche bei der Befruchtung eine vollkommene Verschmelzung eingehen — vergl. hierüber den dritten Abschnitt — sind den zwei conjugierenden Individuen gleichzustellen; in Bezug auf die nach der Befruchtung folgenden Zelltheilungen macht sich aber der fundamentale Unterschied geltend, dass bei den höheren Thieren die Tochterzellen, anstatt sich von einander zu lösen, im Verband mit einander bleiben, zuerst als Furchungszellen und schliesslich als die definitiven Zellen des Organismus; ihre eigene Individualität tritt somit gänzlich zurück und wird der höheren Individualität des sich entwickelnden, zusammengesetzten Organismus untergeordnet. Also: die Genese eines höheren Thiers durch die Befruchtung und Entwicklung eines Eies entspricht — wenn mit den Protozoën ein Vergleich unternommen werden muss — einer Conjugation mit allen darauf folgenden Theilungen bis zur nächsten Conjugation.[2])

Es ist nun eine sehr interessante Thatsache, dass einzelne Formen unter den Protozoën in Bezug auf ihre Fortpflanzungs- und Entwicklungsgeschichte eine wichtige Stufe nach den Metazoën hin bezeichnen; es sind dies einige der kolonienbildenden Formen, ganz besonders der kolonienbildenden Geisselinfusorien (Flagellaten). Eine ziemlich allgemein bekannte und im Süsswasser häufig vorkommende Art der letzteren ist Pandorina morum. Es ist dies eine aus 16 in eine gemeinsame Gallertmasse eingelagerten Zellen bestehende Flagellatenkolonie; die Zellen stossen mit ihren centralen Enden an einander; an ihrer peripheren Fläche tragen sie Wimperhaare (Cilien), jede Zelle deren zwei (vergl. Fig. 6 A). Die Fortpflanzung dieser Art gestaltet sich folgendermassen. Zu einem gewissen Zeitpunkt verlieren alle die Zellen ihre Wimperhaare; sie runden sich ab, und jede derselben fängt an, sich zu theilen; indem die Tochterzellen sich weiter theilen, sind schliesslich in der gemeinsamen Gallerthülle anstatt der 16 Zellen 16 Tochterkolonien vorhanden, jede abermals aus 16 Zellen bestehend (Fig. 6 B); diese werden nun frei. Diese rein vegetative Vermehrung kann sich nun mehrmals wiederholen; aber von Zeit zu Zeit lösen sich alle Zellen der in entsprechender Weise gebildeten Tochterkolonien von einander ab, und diese freigewordenen Schwärmzellen treten in zwei verschiedenen Grössen auf

(Fig. 6, C und D), wodurch ein geschlechtlicher Gegensatz angedeutet wird; die grösseren ♀ und die kleineren ♂ Schwärmer conjugieren nämlich nun mit einander (Fig. 6, E, F, G), und zwar findet bei dieser Conjugation eine vollständige Verschmelzung der beiden Schwärmer statt, wodurch eine ruhende Spore (Zygospore) gebildet wird (Fig. 6 H); diese scheidet eine Membran aus und verweilt

Fig. 6



Lebensgeschichte von Pandorina morum (vergl. den Text). Aus Warming (Lehrb. der Botanik, dänische Ausgabe).

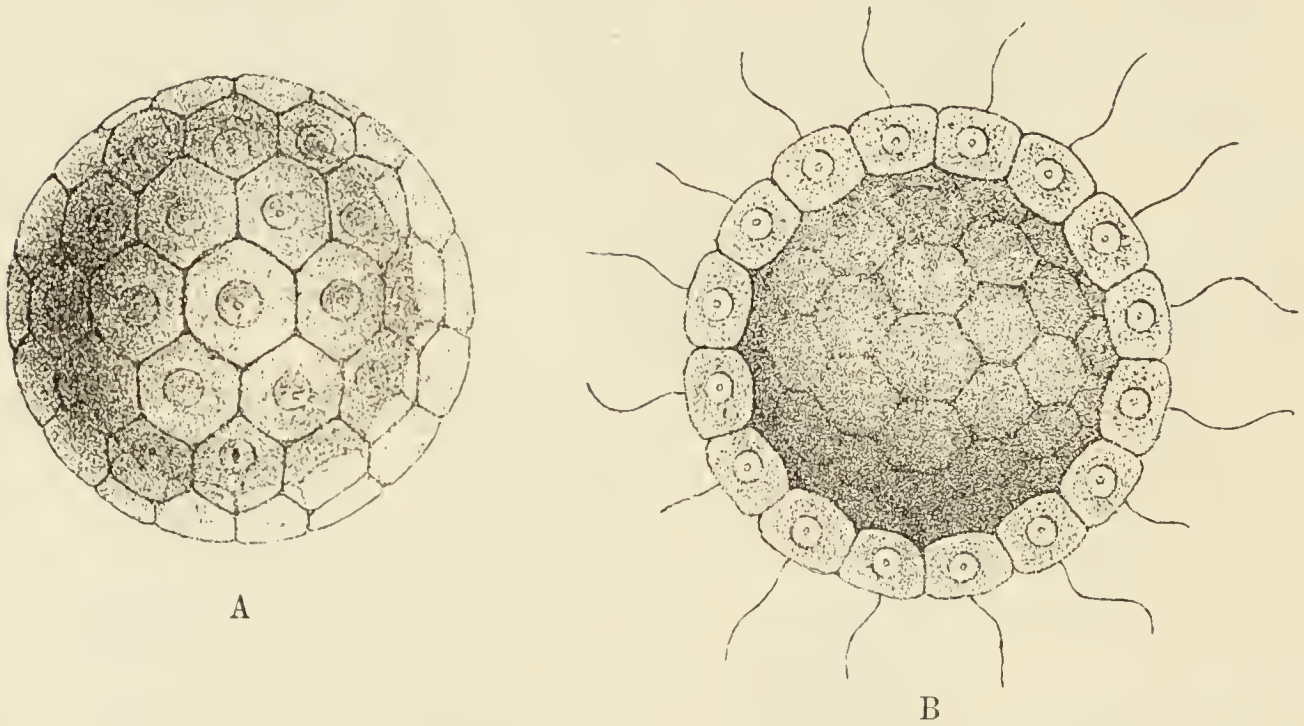
längere Zeit innerhalb derselben; erst nach einer längeren Ruhezeit schwärmt sie wieder als nackte Zelle aus (Fig. 6, I, K) und legt durch Theilung (oder wenn man will „Furchung“) den Grund zu einer neuen Kolonie. — Noch viel grössere Aehnlichkeit mit den Metazoën in Bezug auf Fortpflanzung und Entwicklung zeigt aber

die Gattung Volvox. Diese bildet eine ähnliche Kolonie wie Pandorina, nur viel grösser, kugelförmig und aus viel zahlreicheren Individuen oder Zellen bestehend, welche nicht im Centrum an einander stossen, sondern in einer einfachen Schicht an der Peripherie angeordnet sind; im Inneren der Kugel findet sich eine ansehnliche Gallertmasse. Die weit überwiegende Mehrzahl dieser Zellen sind rein vegetativ, und weder sie, noch ihre Descendenten gehen jemals die geschlechtliche Fortpflanzung (Conjugation) ein; nur ganz einzelne Zellen werden hier geschlechtlich ausgebildet, und diese bieten eine recht bedeutende Aehnlichkeit mit den typischen Eiern und Spermatozoën der höheren Thiere dar. Nur die Samenzellen sind freischwimmend, und diese liegen in gewissen Stadien ihrer Entwicklung zu ähnlichen Bündeln vereinigt, wie bei vielen Metazoën. Noch grössere Uebereinstimmungen finden sich aber zwischen der Eizelle von Volvox und der typischen thierischen Eizelle. Das Volvox-Ei ist nicht wie bei Pandorina eine freie Schwärmzelle, die erst nach der Befruchtung in ein Ruhestadium eintritt; sie ist schon vor der Befruchtung eine runde Zelle, die alle anderen Zellen der Kolonie an Grösse weit übertrifft, ist reich an Nahrungsstoffen und ohne irgend welche Ausstattung mit Bewegungsorganen; diese Eizellen werden im Inneren der Kolonie befruchtet und machen darnach einen ganz normalen Furchungsprozess, ebenso wie die echten thierischen Eier, durch.[3]) Und dazu kommt noch ein anderes interessantes Verhalten. Die Embryonalform, die als einfachstes Resultat der Furchung bei den Metazoën entsteht, ist diejenige, welche allgemein als Blastosphaera oder als Blastula bezeichnet wird (Fig. 7, A—B), und von welcher unten ausführlicher die Rede sein wird. Diese Embryonalform ist eine aus einer einfachen Zellschicht (der primären Keimhaut oder dem Blastoderm) gebildete Hohlkugel; erst aus dieser Form gehen die weiteren Stadien hervor, indem entweder Zellen aus dem Verband sich loslösen und ins Innere einwandern, oder sich in verschiedenen Regionen verschiedenartig ausbilden, worauf eine Einfaltung stattfindet; durch solche Differenzierungen entstehen die ersten Grundorgane des Embryos, die Keimblätter. Es ist nun leicht zu ersehen, dass eine Pandorina und namentlich ein Volvox als einer solchen

Blastosphaera gleichwerthig aufgefasst werden können, welche aus einem Ei durch einen Furchungsprozess entsteht, welche aber niemals weiter als bis zu diesem Stadium der Entwicklung gelangt und also einen Organismus darstellt, dessen Zellen sich nur in vegetative („somatische“) Elemente und Geschlechtszellen gesondert haben.

Die kolonienbildenden Flagellaten sind somit diejenigen unter den Protozoën, welche sich in Bezug auf den Modus der Fortpflanzung und Entwicklung am meisten den höheren Thieren nähern, und welche in Bezug auf die bleibende Organisation ein Stadium

Fig. 7.



A B

Schema einer Blastosphaera, in Oberflächenansicht (A) und in optischem Durchschnitt (B). Nach Haeckel (Studien zur Gastraea-Theorie).

festhalten, das typisch — wenn auch nur vorübergehend — in den verschiedensten Gruppen der Metazoën sich findet. Es ist deshalb die verbreiteste Anschauung unter den Zoologen, dass die Flagellaten diejenige Gruppe unter den Protozoën darstellen, welche die grösste wirkliche Affinität zu den niedersten Metazoën darbietet.[4])

Bei den Volvocineen liess sich also zum ersten Male die Sonderung des Organismus in Geschlechtszellen und vegetative oder somatische Zellen verfolgen, welche Sonderung sich nun bekanntlich bei allen höheren Thieren wiederholt. Bei allen diesen Organismen

sind also nur eine kleine Anzahl von Zellen im Stande, die geschlechtlichen Funktionen zu besorgen und die Art fortzupflanzen; diese leben also weiter als neue Individuen, während die somatischen Zellen der alten Individuen nur eine begrenzte Lebensdauer haben; jene können, indem sie die geschlechtliche Fortpflanzung (Vereinigung mit einer anderen Geschlechtszelle) eingehen, sich verjüngen, während diese altern und absterben müssen. Im Gegensatz dazu sind ja bei den eigentlich einzelligen Wesen alle Zellen (oder Individuen) im Stande, die geschlechtliche Fortpflanzung vorzunehmen und sich dadurch zu verjüngen. Die moderne naturphilosophische Schule hat hieraus eine potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen ableiten wollen: weil die Infusorien sich nicht in somatische Zellen und Geschlechtszellen differenzieren, weil jedes Individuum derselben der Verjüngung durch die geschlechtliche Fortpflanzung theilhaftig werden kann und also nach der Ausdrucksweise der Schule „Keimplasma" enthalte, so nützten sie sich nicht in der Weise ab, wie die mehrzelligen thierischen Individuen; sie degenerierten nicht durch das Altern. Sie erfreuten sich im Gegentheil ewiger Jugend und hätten potentiell ein ewiges, unbegrenztes Dasein. Der natürliche Tod wäre also erst mit dem Auftreten der in verschiedene Zellenarten differenzierten Metazoën aufgetreten und fände sich nicht bei den einzelligen Formen.

Dieser auf den ersten Blick vielleicht bestechend erscheinenden Lehre ist durch die einfachen, aber mit grösster Umsicht und Ausdauer durchgeführten Experimente des genialen Maupas über die Theilung und Conjugation der Infusorien jeder Boden entzogen worden. Da diese Versuche für die Lehre von der Zeugung und Befruchtung überhaupt ein grosses Interesse darbieten, müssen wir die wesentlichsten, aus denselben hervorgehenden Resultate ins Auge fassen. Maupas hat zunächst nachgewiesen, dass die Bedingungen für das Eintreten der Conjugation die folgenden sind: 1. Mangel an geeigneter Nahrung; 2. Reife der Individuen, d. h. die Entfernung derselben durch eine bedeutende — bei verschiedenen Arten verschiedene — Anzahl von Generationen von der letzten Conjugation; 3. Möglichkeit einer Kreuzung zwischen nicht zu nahe mit einander verwandten Individuen. Man kann die Infusorien zu jeder Zeit ihres Generationscyclus am Conjugieren verhindern, indem man ihnen

sehr reichlich Nahrung giebt; sie fressen dann und theilen sich lebhaft, aber conjugieren nicht; sind aber die sonstigen Bedingungen für das Eintreten der Conjugation erfüllt, kann dieselbe dadurch hervorgerufen werden, dass den Individuen Nahrung entzogen wird. Reichliche Nahrung fördert also die Theilung, Hungern die Conjugation; diese Thatsache erklärt die vorhin besprochene Erscheinung, dass die Conjugation in Kulturen von Infusionsthieren zu gewissen Zeiten epidemisch auftritt. So lange nämlich die Nahrung reichlich vorhanden war, conjugierten sie nicht; ist aber die Nahrung erschöpft, conjugieren sie massenhaft. Die kürzlich aus einer Conjugation hervorgegangenen Individuen conjugieren niemals; erst nachdem viele Theilungen durchgemacht sind, tritt wieder die geschlechtliche Reife der Individuen ein. Normale Individuen conjugieren niemals mit ihnen allzu nah verwandten Individuen: hat man eine aus einem ursprünglichen Exemplar gezüchtete, also eine aus lauter ganz nahverwandten Exemplaren bestehende Kultur, gehen diese selbst beim Fasten, und wenn sie die geschlechtliche Reife erlangt haben, nicht die Conjugation ein; dass letztere Bedingung erfüllt war, konnte dadurch festgestellt werden, dass sie mit anderen, fremden Individuen zusammengebracht — natürlich unter Nahrungsmangel — mit diesen die Conjugation unternahmen.

Maupas nahm nun bei einer Anzahl von Infusorienarten Züchtungen durch zahlreiche Generationen vor, und indem er diesen Kulturen fortwährend reichliche Nahrung gab, hinderte er sie am Conjugieren. In allen Fällen stellte es sich heraus, dass die Individuen solcher nicht zur Conjugation gelangenden Generationsreihen schliesslich senilen Degenerationen unterlagen und zu Grunde gingen. Die Degeneration bietet folgende Merkmale dar: die Individuen werden kleiner; Theile des Wimperapparates können schwinden, und es erfolgt partielle und schliesslich totale Atrophie des Nebenkerns; endlich finden auch pathologische Veränderungen an dem Hauptkern statt. Dabei zeigt sich bei solchen Individuen oft eine „sexuelle Ueberexcitation“: dieselben conjugieren, wenn ihnen Nahrung entzogen wird, auch mit ganz nahverwandten Individuen; solche Conjugationen bleiben jedoch ohne Erfolg, und die Individuen gehen trotz derselben zu Grunde. Kontrollversuche zeigten,

dass die Conjugation (mit fremden Individuen), wenn vorgenommen, bevor noch die Degenerationserscheinungen aufgetreten waren, die betreffenden Individuen und ihre Descendenten vor dem Untergang rettete.

Es geht also hieraus hervor, dass es bei den Infusorien ebenso wie bei den höheren Thieren eine Abnutzung der Körpersubstanz, ein Altern und einen natürlichen Tod giebt. Von einer potentiellen Unsterblichkeit der Individuen kann hier eben so wenig, wie bei den mehrzelligen Organismen die Rede sein. Nur durch die verjüngende Conjugation erlangen die Individuen erneute Lebenskraft, und die aus der Conjugation hervorgehenden Individuen sind nicht den in dieselbe eintretenden ganz gleich; sie haben wichtige Theile des Körpers abgegeben und von dem anderen Individuum eine Aequivalenz dafür erhalten. Die einzelligen Individuen sind also eben so wenig, wie die mehrzelligen unsterblich. Ein Beispiel dafür, wohin die aprioristischen Schlüsse der Naturphilosophie führen.[5])

Bei den Infusorien war also Bedingung für das Fortleben der Art, für die Erhaltung ihrer Jugendkraft das Eintreten der Conjugation von Zeit zu Zeit. Das ist die primitive geschlechtliche Fortpflanzung: die Vereinigung zweier Zellen, die zugleich Individuen sind, zum Zweck der gegenseitigen Umbildung und Verjüngung; aus der Conjugation gehen zwei neue Individuen hervor. Bei den höheren Thieren wird die geschlechtliche Fortpflanzung oft durch zahlreiche Nebenapparate und Nebenfunktionen kompliziert; aber wie grosse mechanische und psychische Apparate auch zum Zwecke der geschlechtlichen Fortpflanzung in Bewegung gesetzt werden, mit Zähigkeit wird als das Endziel festgehalten: die Vereinigung zweier Zellen (des Eies und des Spermatozoons) zum Zweck der gegenseitigen Verjüngung und der Bildung eines neuen Individuums (oder neuer Individuen).

Anmerkungen

[1]) In Bezug auf die Conjugation der Infusorien vergl. Balbiani, Recherches sur les phénomènes sexuels des Infusoires. Journ. de la phys. 1861. Tom. 4. — Bütschli, Abhandl. d. Senckenberg. Gesellsch. Bd. 10. Frankfurt 1876. —

E. Maupas, Arch. de zool. expér. et génér. Sér. 2. Tom. 7. 1889. — R. Hertwig, Abhandl. d. bayr. Akad. d. Wissensch. 2. Cl. Bd. 17, 1. Abth. 1889.

[2]) Ausser der eigentlichen, im Text geschilderten Conjugation giebt es bei einigen Infusorien noch eine andere Art der Vereinigung zweier Individuen, die sogenannte Copulation. Bei derselben machen die Nebenkerne keine Theilungen durch, wie bei der Conjugation, und die Hauptkerne zerfallen nicht; die letzteren sollen sich aber mit einander zu einem Körper vereinigen, und ebenso die beiden Nebenkerne; auch verschmelzen die beiden Individuen schliesslich vollständig der Länge nach mit einander. Vergl. hierzu L. Plate, Zoolog. Jahrbücher. Abth. f. Anat. und Ontog. Bd. 3. 1887.

[3]) Bisweilen finden sich auch bei Volvox Eizellen, die sich ohne Befruchtung (durch Parthenogenese) entwickeln.

[4]) Die Bemerkung darf jedoch hierbei nicht unterlassen werden, dass in Bezug auf die systematische Stellung der oben erwähnten Organismen keineswegs eine völlige Einigkeit vorhanden ist. Die bedeutendsten Autoritäten auf dem Gebiete der Protozoën (Stein, Bütschli) haben allerdings mit Bestimmtheit die Zugehörigkeit der Flagellaten (incl. der Volvocineen) zu den Protozoën behauptet, und namentlich Bütschli hat die Idee ihrer Affinität zu den niedrigeren Metazoën näher ausgeführt; andererseits sind aber noch immer die Botaniker bemüht, die erwähnte Gruppe als pflanzliche Organismen zu vindizieren (namentlich wegen ihres Chlorophyllgehalts und ihrer vegetabilischen Ernährungsweise). Jedenfalls aber ist die Fortpflanzung und Entwicklung dieser Organismen vorzüglich geeignet, um den Zusammenhang der Fortpflanzungsverhältnisse bei Protozoën und Metazoën zu erläutern.

[5]) E. Maupas, Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. de zoolog. expér. et génér. Sér 2. Tom. 6. 1888.

II

Die Geschlechtsprodukte der Metazoën — Bau der Spermatozoën und Vorgänge von allgemeinerer Bedeutung bei der Bildung derselben (Reduktion der Kernmasse) — Bau und Reifung der Eier (Bildung der Richtungskörperchen) — Vergleich der Vorgänge bei der Samenbildung und Eireifung

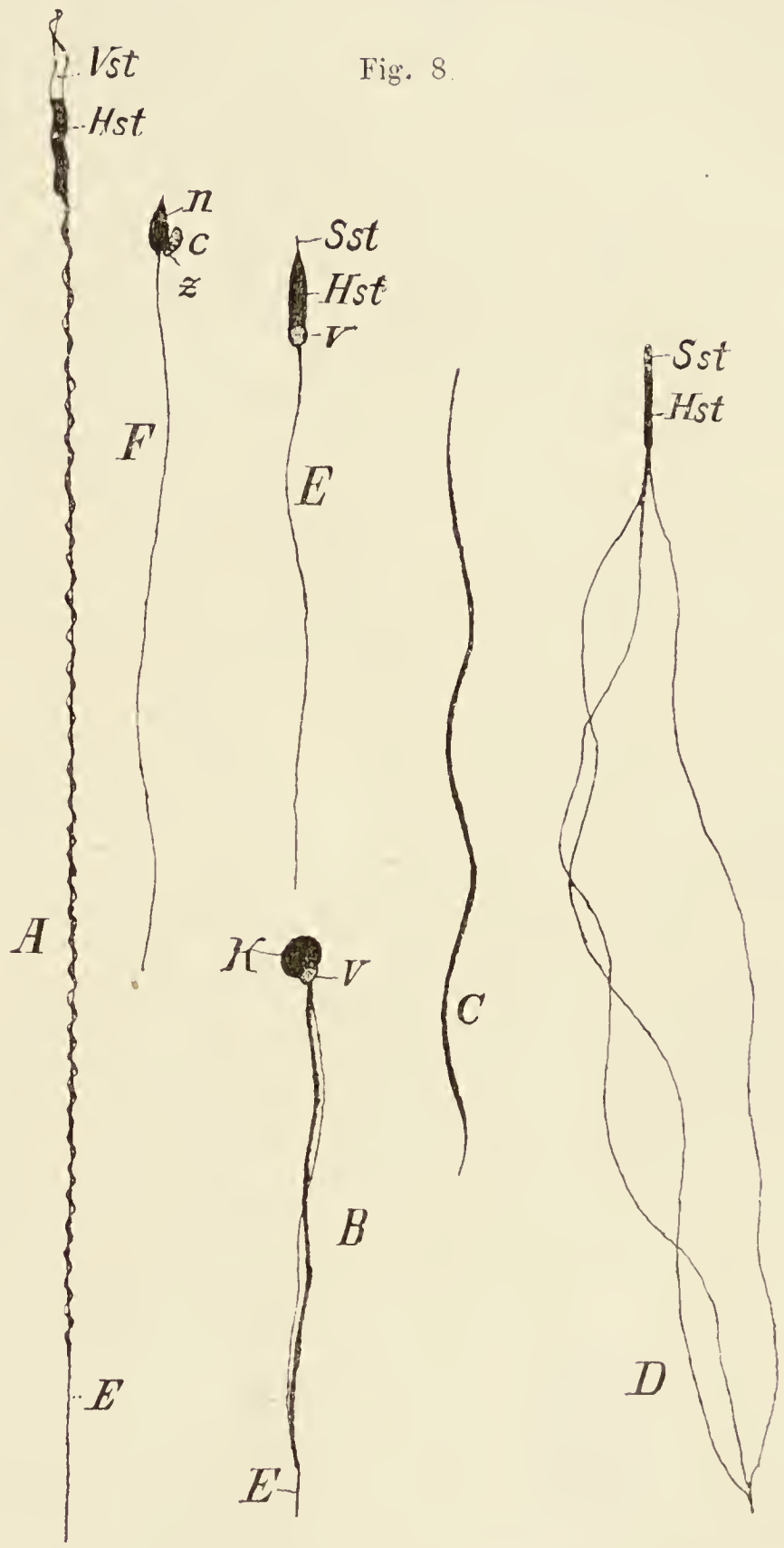
In dem vorhergehenden Abschnitte wurde zunächst der in der Fortpflanzungs- und Entwicklungsgeschichte der Protozoën und der Metazoën sich geltend machende Gegensatz hervorgehoben; darnach wurde dargelegt, in welcher Weise ein Vergleich derselben gemacht werden müsse: dass nämlich die Genese eines einzelnen Metazoën-Individuums einem ganzen Generations-Cyclus, z. B. von Infusionsthieren, gleichzustellen sei; schliesslich wurde auf die Uebergänge hingewiesen, welche jene zwei grossen Hauptgruppen mit einander verbinden (die kolonienbildenden Flagellaten). Dabei musste zugleich auf den Conjugationsprozess und dessen wichtigste Abstufungen eingegangen werden: es wurde hervorgehoben, dass die conjugierenden Zellen in den einfachsten Fällen ganz gleich sind und keine Spur eines geschlechtlichen Gegensatzes verrathen; ferner dass die geschlechtliche Differenzierung in einigen Fällen nur als ein Unterschied in der Grösse, nicht aber in der morphologischen Beschaffenheit der beiden Zellen hervortritt, und dass endlich (bei Volvox) schwärmende Spermatozoën und ruhende Eizellen vorkommen, so dass der Gegensatz zwischen ♂ und ♀ Geschlechtszellen hier ganz ausgeprägt wird. Das letztere Verhältniss, nämlich dass die ♂ und ♀ Geschlechtszellen ganz scharf von einander unterschieden sind, findet sich bei allen Metazoën ohne Ausnahme wiederholt. Ehe wir uns nun mit der Entwicklung des Eies nach der Befruchtung beschäftigen, müssen noch der Bau der Spermatozoën und der Eier, sowie die Reifungsvorgänge derselben (Vorbereitung für die Befruchtung), endlich der Befruchtungsprozess selbst besprochen werden.

Es ist eine interessante Thatsache, dass bei den niedersten Metazoën (Spongien, Hydroidpolypen) die Bildung der Eier und Spermatozoën nicht auf bestimmte Organe lokalisiert ist: bei den Spongien entstehen die Geschlechtszellen im ganzen Körper (im Bindegewebe aus zerstreuten, eigenthümlich differenzierten Zellen), bei den Hydroiden in verschiedenen Regionen, gewöhnlich in dem äusseren Keimblatt (Ektoderm), bei einigen (seltener) im inneren Keimblatt (Entoderm). Erst bei den höheren Thieren wird die Bildung der Geschlechtszellen auf bestimmte Organe (Geschlechtsdrüsen, Hoden und Ovarien) beschränkt. Die vielen Einzelheiten aus der Bildungsgeschichte der Geschlechtselemente bei verschiedenen Thierformen müssen hier unberücksichtigt gelassen werden, und wir dürfen uns nur mit dem Bau derselben und mit einigen, eine ganz allgemeine Bedeutung beanspruchenden Vorgängen bei ihrer Reifung beschäftigen.

Die Spermatozoën oder Zoospermien sind durchweg ausserordentlich kleine, oft geradezu winzige Elemente. Die bei weitem häufigste Form derselben ist die einer Geisselzelle: sie bestehen aus einem dickeren Stück, dem Kopf, aus welchem ein sehr langer, dünner, faser- oder bandförmiger, beweglicher Anhang, der Schwanz entspringt. Im Uebrigen herrschen in der speziellen Ausbildung dieser Theile grosse Verschiedenheiten bei den verschiedenen Thiergruppen. Der Schwanz ist gewöhnlich keine einfache Geissel, sondern ein zusammengesetztes Gebilde. So kann man bei Säugethieren, Vögeln und Reptilien eine Centralfaser (die fibrillären Baues ist) und einen um das grösste Stück ihrer Länge gedrehten Spiralsaum unterscheiden (Fig. 8 A); nur das Endstück (E) besteht allein aus der Centralfaser. Bei den Rochen sind zwei umeinander gedrehte, gleichwerthige Fasern im Schwanz vorhanden, bei den Salamandern eine Hauptfaser und eine spiralig gedrehte undulierende Membran mit Randfaser; hier zeigt nur die letztere fibrillären Bau. Bei Insekten besteht die Geissel meistens aus drei oder vier Hauptfasern, welche wiederum in feinere Fibrillen zerfallen und auch bei den anderen wirbellosen Thieren lässt sich der fibrilläre Aufbau des Schwanzes nachweisen. Die fibrilläre Zusammensetzung steht in Beziehung zur Kontraktilität des Schwanzes. Sehr oft ist das vor-

derste Stück der Geissel besonders verdickt und von dem Hauptstück derselben deutlich abgegrenzt; es kann auch Differenzen in den chemischen Reactionen zeigen und wird als Verbindungsstück unterschieden (Fig. 8 V). Mittels der kontraktilen Substanz des Schwanzes bewegen sich alle derartigen Spermatozoën mit grosser Lebhaftigkeit. — Der Kopf kann von länglicher oder kugeliger Form sein; bisweilen ist er sehr lang und schraubig gewunden (vergl. Fig. 8 und Fig. 14). In früherer Zeit wurde allgemein angenommen, der Kopf des Spermatozoons entspräche nur dem Kern der Zelle; doch kann diese Ansicht in Anbetracht neuerer Untersuchungen über Bau und Entwicklung desselben als allgemeiner Satz nicht mehr aufrecht erhalten werden. Der Kopf lässt nämlich fast überall zwei durch verschiedene Reaktionen ausgezeichnete Theile erkennen: einen vorderen und einen hinteren (Vst.,

Fig. 8.



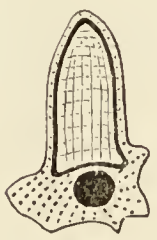
Geisselförmige Spermatozoën verschiedener Thiere nach E. und K. Ballowitz (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32 und 36; Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. 11). A einer Schwalbe, B des Barsches. C von Lepas anatifera, D von der Honigbiene (die Geissel durch Maceration in 3 Fäden zerlegt), E einer Meduse (Aurelia aurita), F einer Aktinie (Tealia). Vst oder Sst Vorderstück, Hst Hinterstück des Kopfes; K Kopf, V Verbindungsstück, E Endstück der Geissel, n Kern, c Attraktionssphaere. z Zwischenkörperchen (unbekannter Bedeutung).

Hst., Fig. 8), bisweilen entspricht jedenfalls nur der hintere Theil dem Kern und besteht fast ausschliesslich aus Chromatin; das vordere Stück besteht dagegen wohl theilweise aus Protoplasma und enthält in einigen Fällen das Centrosoma, ein weiteres wichtiges Attribut der Zelle. Da wir sonst keine nackten Kerne kennen, ist es auch wahrscheinlich, dass eine besondere Umhüllungsschicht (wenn auch vielfach nicht sichtbar) um den Kern vorhanden ist. Unter den Wirbelthieren hat man nur an dem kugelrunden Kopf der Teleostier-Zoospermien die genannte Sonderung des Kopfes in ein vorderes und ein hinteres Stück nicht unterscheiden können.

Bei vielen Insekten ist der Kopf ebenso dünn wie der Schwanz und kann nur durch Lichtbrechung oder Empfänglichkeit für Farbstoffe unterschieden werden. Bei Aktinien können die einzelnen Theile des Kopfes nebeneinander deutlich unterscheidbar sein, ohne einen einheitlichen Körper zu bilden. Das merkwürdigste und noch nicht aufgeklärte Verhalten zeigen aber die Spermatozoën der Cirripedien, an welchen ein Kopf (oder ein Kern) sich gar nicht, selbst nicht durch Färbung unterscheiden lässt.[1])

Der in seinen verschiedenen Modifikationen soeben geschilderte Haupttypus der Samenfäden ist unbedingt der am häufigsten vorkommende, bei den Coelenteraten, Echinodermen, Mollusken und Wirbelthieren der einzig existierende; auch bei vielen Arthropoden und Würmern tritt dieser Typus auf. Da er bei den niedersten Metazoën, den Spongien und Hydroiden vorkommt und mit den ♂ Schwärmzellen der kolonienbildenden Flagellaten grosse Aehnlichkeit darbietet, ist man wohl berechtigt, diesen Typus für die ursprünglichste aller Spermatozoënformen zu halten. Es giebt aber einige sehr merkwürdige Abweichungen von diesem Typus, nämlich bei den Nematoden und bei einigen Krebsthieren und Tausendfüsslern. In beiden Fällen fehlt den Spermatozoën die Schwanzgeissel; sie sind bei den Nematoden Zellen mit einem ansehnlichen, der amöboiden Bewegung fähigen Protoplasmakörper. Es lässt sich an ihnen (Fig. 9) eine deutliche Sonderung unter-

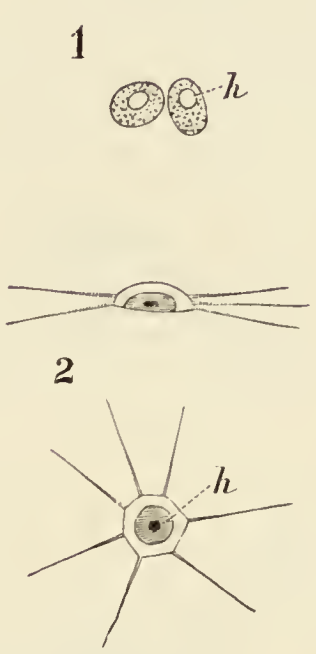
Fig. 9.



Spermatozoon von Ascaris megalocephala nach Ed. van Beneden (Arch. de Biol. Vol. 4).

scheiden in einen nackten, den Kern (den runden, schwarzen Körper in Fig. 9) enthaltenden Abschnitt und einen von Membran umgebenen, der gewöhnlich ein stark lichtbrechendes, kegelförmiges Körperchen von unbekannter Funktion enthält; ersterer ist wohl dem Kopf, letzterer dem Schwanz der gewöhnlichen Spermatozoën gleichzustellen (ersterer enthält noch das Centrosoma, das in Fig. 9 nicht eingezeichnet ist). — Auch bei gewissen Crustaceen (namentlich bei Decapoden und Amphipoden, sowie bei den Tausendfüsslern fehlt den Spermatozoën die Schwanzgeissel; die Spermatozoën sind dann entweder sehr einfach gebaute, rundliche Zellen oder sie haben einen centralen, kernhaltigen Körper, von welchem Protoplasmafortsätze rings ausstrahlen (Fig. 10). Solche Spermatozoën sind gänzlich unbeweglich, haben weder Flimmer-, noch amöboide Bewegung und werden also passiv in das Ei eingeführt[2]).

Fig. 10.

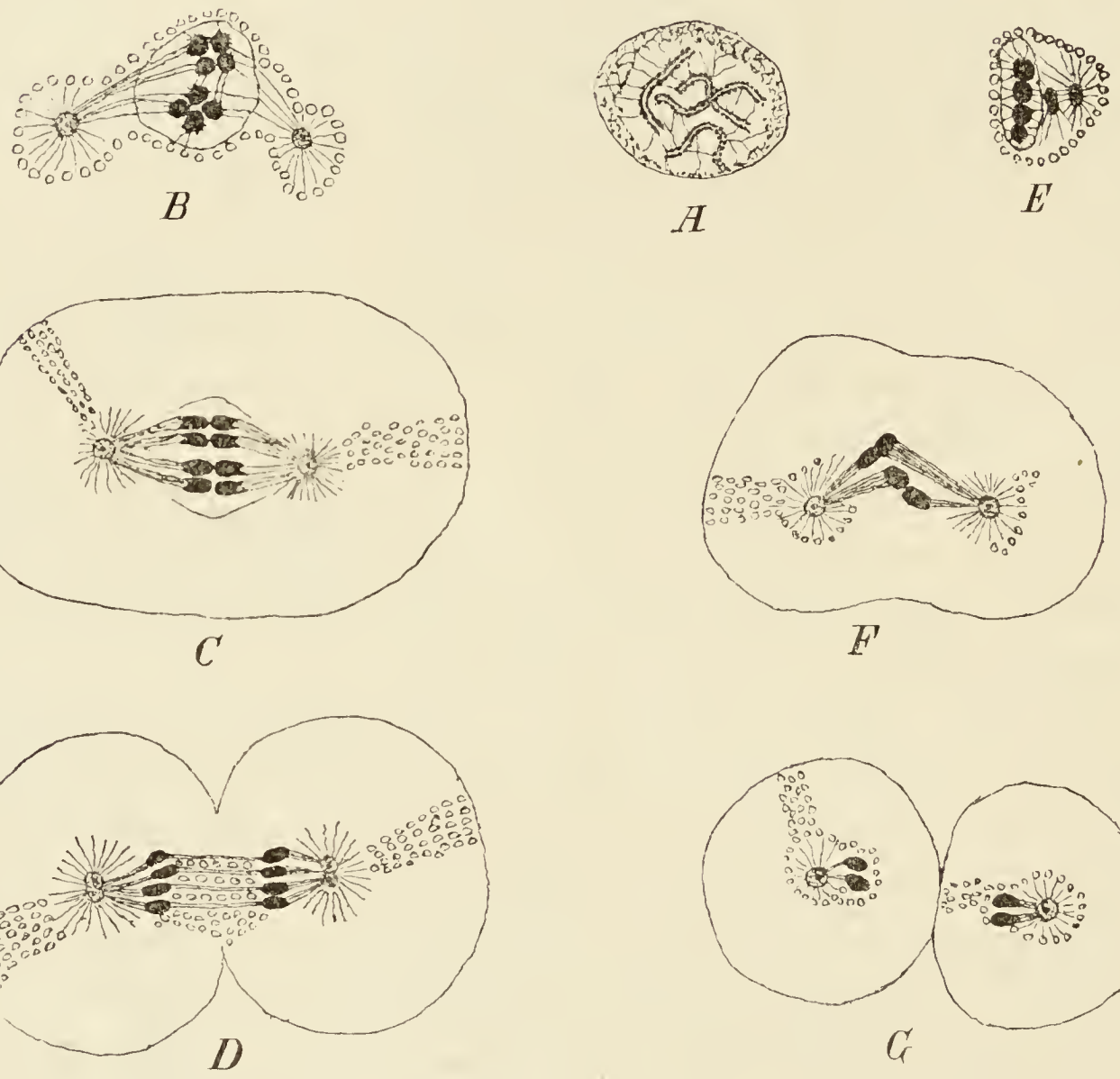


Spermatozoën, 1 von Thysanopus (nach Boas, Morph. Jahrbuch. Bd. 8), 2 einer Krabbe (nach Grobben, Arb. Zool. Institut Wien. Bd. 1).

Um die Bildungsgeschichte der Spermatozoën zu erläutern, wählen wir zunächst einen besonders klaren Fall aus: die Spermatogenese bei dem Pferdespulwurm (Ascaris meglocephala); von den zwei Variationen desselben wählen wir die bivalens aus (deren Urgeschlechtszellen und ersten Furchungskugeln vier Chromosomen enthalten) Der lange, gewundene Hodenschlauch dieses Thieres lässt drei Abschnitte unterscheiden, die man als Keimzone, Wachsthumszone und Reifezone bezeichnet hat; in jeder dieser Zonen weisen die Zellen besondere Verhältnisse auf. Die Keimzone besteht aus zahlreichen, dicht gedrängten Zellen mit grossen, chromatinreichen Kernen; diese ersteren theilen sich sehr lebhaft und lassen dabei einen langen, gewundenen Chromatinfaden erkennen, der sich durch Quertheilung zuerst in zwei, dann in vier lange, bandförmige Chromosomen spaltet, welche den gewöhnlichen, einfachen Spaltungsprozess durchmachen (Fig. 11 A); nach jeder Theilung zeigt die Zelle das Verhalten normaler Zellen: sie tritt in den Ruhezustand ein; es bilden sich

Kerngerüst und Kernkörperchen aus und bei der nächsten Theilung entstehen wieder vier Chromosomen, welche sich (einfach) spalten. Diese Zellen in der Keimzone werden als Spermatogonien (Ursamenzellen) bezeichnet. In der Wachsthumszone finden dagegen keine Theilungen der Zellen statt; aber sie wachsen stark und es lagern sich in ihnen zahlreiche kleine, Dotterkörnern ähnliche Ge-

Fig. 11.

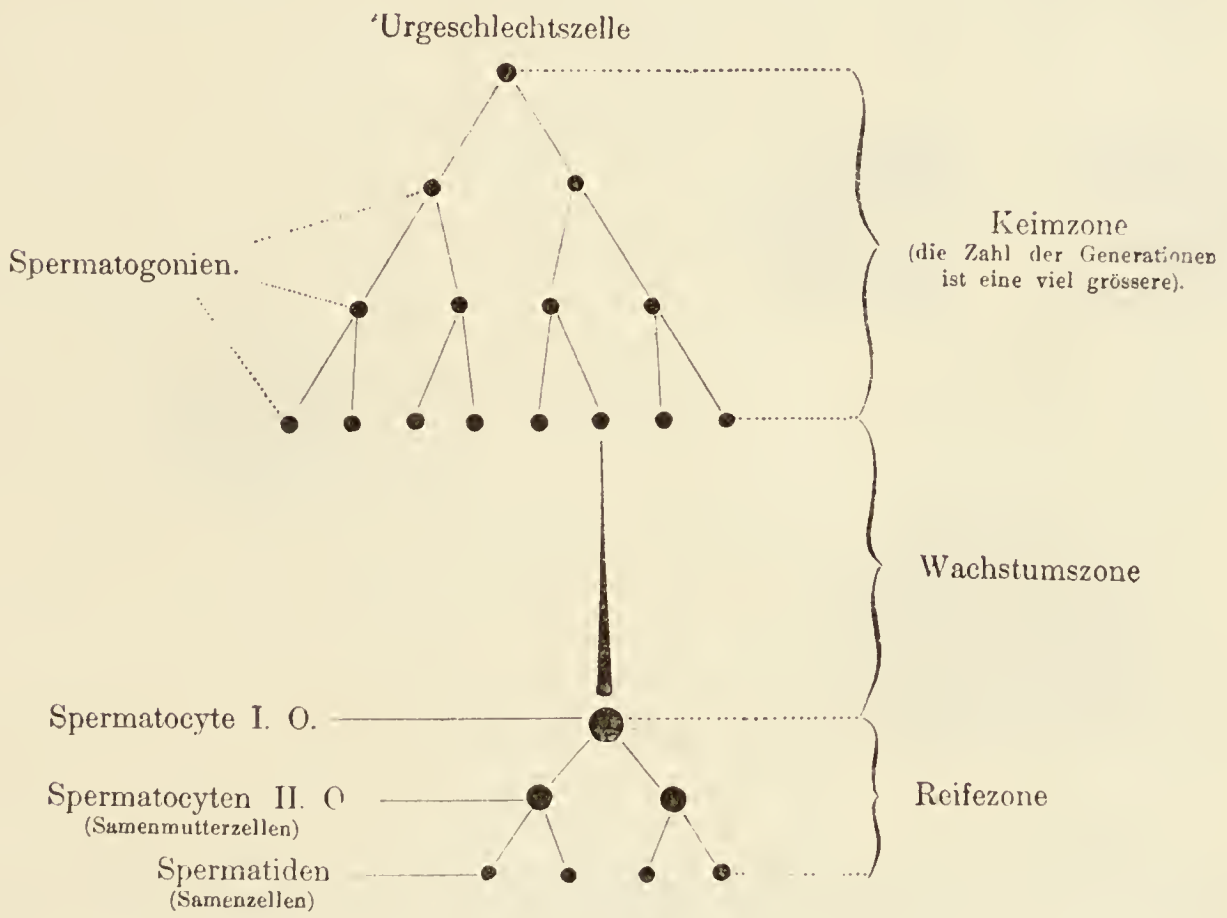


A Spermatozoën mit 4 einfach gespaltenen Chromosomen (am Anfang der Theilung); B—G Spermatocyten von Ascaris megalocephala var. bivalens nach A. Brauer (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42); B Anfangsstadium der Theilung (zwei doppelt gespaltene Chromosomen im Kern); C—D weitere Phasen der ersten Theilung; E Zwischenstadien zwischen den zwei Theilungen. im Kern die Chromosomen noch deutlich; F—G Stadien der zweiten Theilung.

bilde ab. Die gross gewordenen Zellen, die schliesslich in die Reifezone übertreten, werden von nun an als Spermatocyten (erster Ordnung) bezeichnet und jede solche Zelle macht in der Reifezone zwei Theilungen durch, die in ganz besonderer Weise stattfinden und

durch welche vier Zellen (Spermatiden) gebildet werden; aus diesen vier Spermatiden entstehen durch einfache Umbildung Spermatozoën. Vgl. hierzu das beistehende Schema Fig. 12. Die zwei in der Reifezone stattfindenden Theilungen sind zunächst dadurch charakterisiert, dass sie unmittelbar aufeinander folgen, ohne dass — wie es sonst immer zwischen zwei Zelltheilungen geschieht — ein Ruhestadium eingeschaltet ist; dann aber auch durch das besondere Verhalten des Chromatins. Der einfache Chromatinfaden erleidet nämlich nur

Fig. 12.



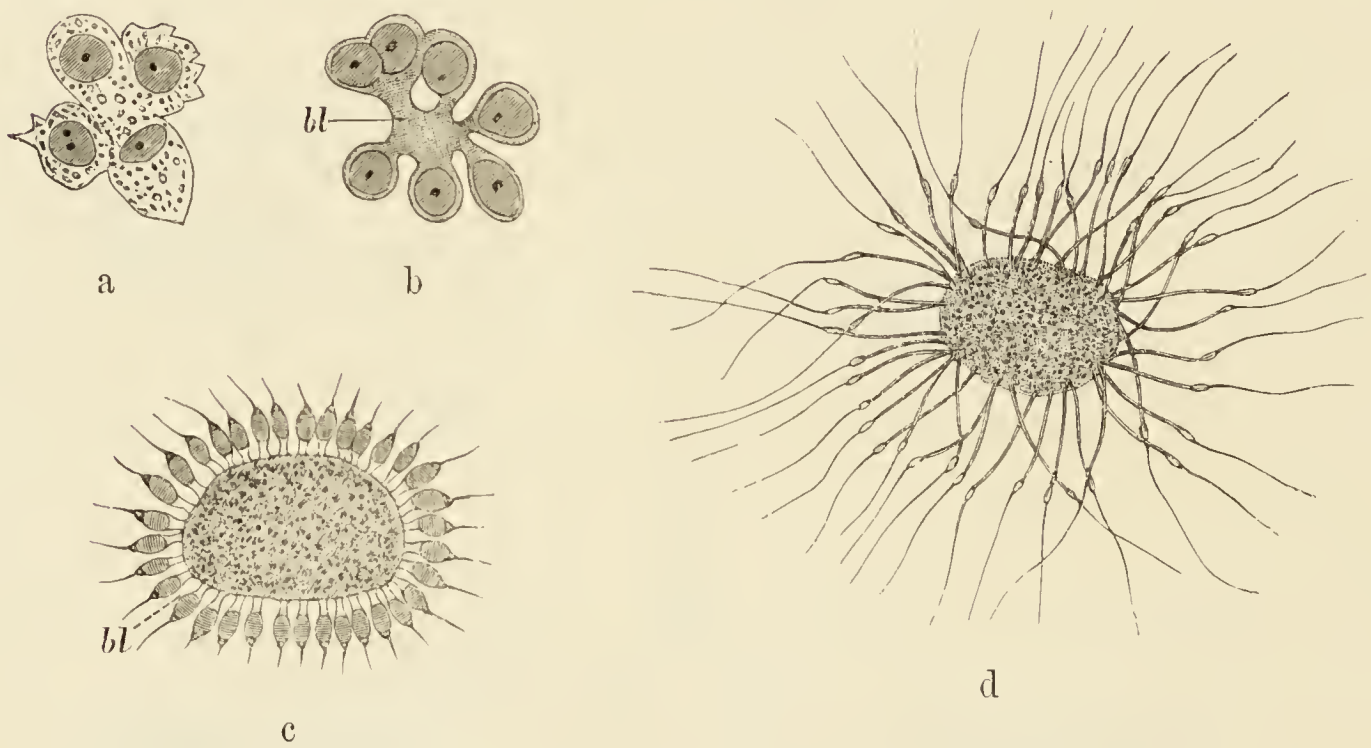
Schema der Samenbildung bei Ascaris nach Boveri (Ergebnisse d. Anat. u. Entw. Bd. 1). Erklärung im Text.

eine Quertheilung und die dadurch entstandenen Chromosomen spalten sich zweimal, sodass durch jene Quertheilung und diese doppelte Spaltung in jeder Zelle zwei viertheilige Chromosomen enthalten sind (vier kurze Stäbchen setzen ein solches Chromosom zusammen). Bei der ersten Theilung werden nun beide Chromosomen halbiert und jede der Tochterzellen, (Spermatocyten zweiter Ordnung) erhält zwei zweitheilige Chromosomen. Die nächste Theilung folgt, wie gesagt, unmittelbar auf die erste und jede der dadurch entstehenden

vier Zellen (Spermatiden) erhält die Hälfte von jedem der zweitheiligen Chromosomen (vergl. hierzu Fig. 11 B—G und ihre Erklärung). Durch die eigenthümliche Ausbildung des Chromatins und die zwei unmittelbar aufeinander folgenden Theilungen ist die Zahl und die Masse der Chromosomen auf die Hälfte des Normalen reduziert worden (die normale Zahl in den Spermatogonien war ja vier); hierüber Weiteres unten.

Die oben geschilderte Bildungsgeschichte der Spermatiden von Ascaris ist nicht bloss ein vereinzelter Fall; im Gegentheil darf diese Entwicklungsweise mit dem Gegensatz von Spermatogonien und

Fig. 13 a—d.



Entwicklung der Spermatozoën beim Regenwurm nach Bloomfield (Quart. journ. of micr. sc. Vol. 20. 1880). bl das Cytophor.

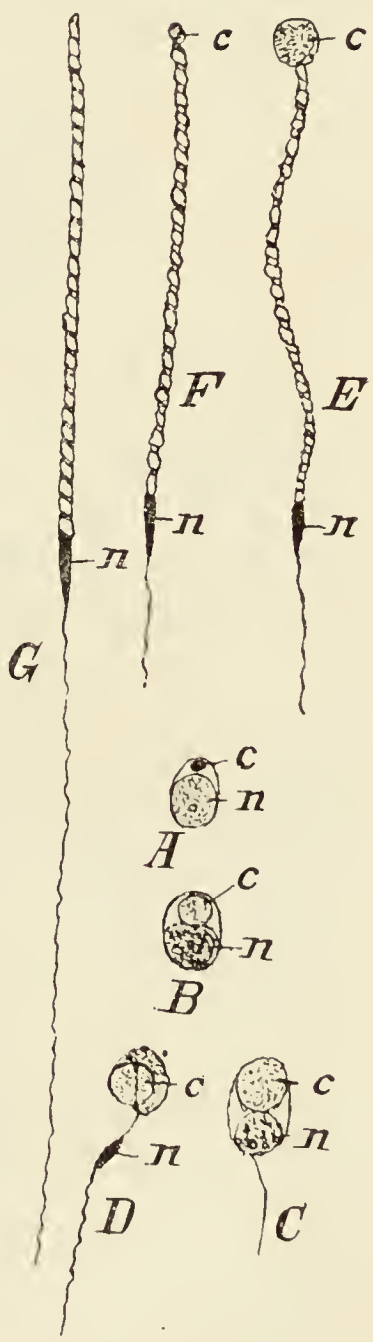
Spermatocyten und den eigenthümlichen Theilungserscheinungen der letzteren als typisch betrachtet werden. So hat man entsprechende Verhältnisse bei Crustaceen, Insekten und Landmollusken gefunden; auch ist es nach Beobachtungen von Flemming u. A. klar, dass bei Amphibien ähnliche Verhältnisse vorliegen, wenn auch nicht die Reihenfolge der Erscheinungen so klar festgestellt ist, wie in dem oben dargelegten Fall. Auch im Pflanzenreich, bei der Bildung des Pollens sind zwei aufeinander folgende Zelltheilungen ohne dazwischen liegendes Ruhestadium nachgewiesen, durch welche Zahl und Masse der Chromosomen auf die Hälfte der in den normalen Zellen ent-

haltenen reduziert wird. In vielen Fällen sind jedoch diese Verhältnisse bei der Bildung der männlichen Geschlechtsprodukte noch unbekannt und das Erforschen derselben durch die ausserordentliche Kleinheit der betreffenden Elemente erschwert.

In vielen Fällen (Ascaris, Cucumaria u. a.) trennen sich die samenbildenden Zellen nach jeder Theilung von einander; in anderen Fällen bleiben sie aber lange beisammen und bilden eine Spermatogemme (Fig. 13 c, d); so bei den Wirbelthieren und auch bei vielen Wirbellosen. Bei den Theilungen der samenbildenden Zellen beim Regenwurm z. B. werden die Zellen nicht vollkommen durchgeschnürt und von einander geschieden, sondern sie bleiben in Verband miteinander, um eine centrale Protoplasmamasse, das sog. Cytophor, radiär gruppiert (Fig. 13 a—d, bl). Das Cytophor ist in vielen Fällen völlig kernlos und einfach aus den inneren protoplasmatischen Theilen der Samen-Mutterzellen hervorgegangen; in anderen Fällen enthält es aber einen oder mehrere Kerne und ist dann aus mehreren Zellen, die sich nicht in Spermatozoën umgebildet haben, entstanden. So bei vielen Arthropoden und Plattwürmern.

Das Cytophor geht später zu Grunde; die anfangs rundlichen Spermatiden (Fig. 13 c) bilden sich in Spermatozoën um, indem zunächst das Protoplasma jeder derselben in einen langen Geisselfaden, den Schwanz des Spermatozoons, auswächst; sie lösen sich, wenn fertig ausgebildet, vom Cytophor ab. Die näheren Vorgänge dieser Umbildung sind in Fig. 14 dargestellt. Die das Centrosoma enthaltende Attraktionssphäre (c) der jugendlichen Spermatide ist noch klein (A), wächst aber bald an (B, C, D); während der Schwanz

Fig, 14 A—G.



Entwicklung der Spermatozoën aus den Spermatiden von Branchiobdella nach Voigt (Arb. a. d. zool. Institut Würzburg. Bd. 7). n Kern. c Attraktionssphaere (das Centrosoma ist in ihr nicht sichtbar). In G (dem fertig gebildeten Spermatozoon) ist nur die halbe Länge der Geissel eingezeichnet.

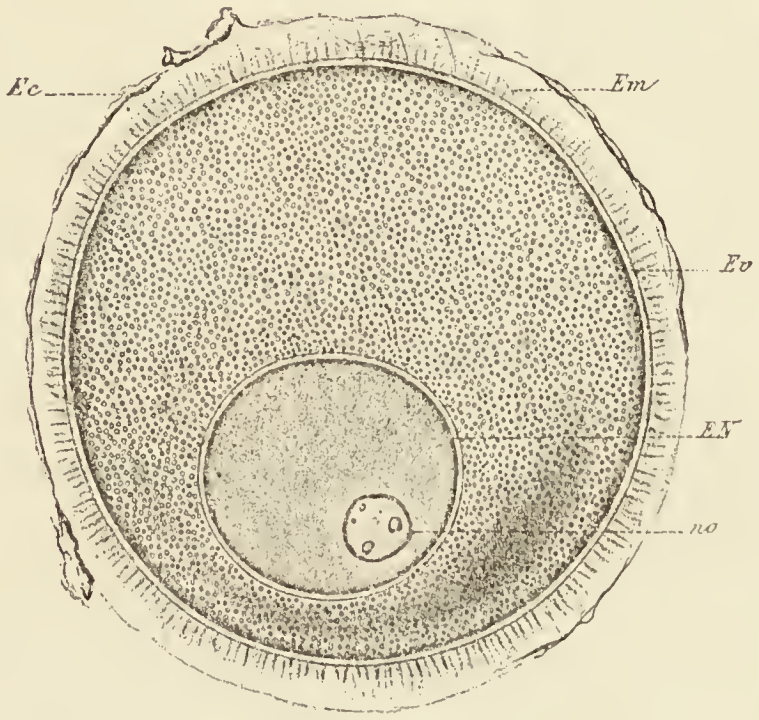
auswächst und der Kopf sich zu bilden anfängt, beginnt ein Schwund der sonstigen Protoplasmamasse. Die Attraktionssphäre sitzt später (E) dem obersten Theil des Kopfes als kugelförmiges Anhängsel auf; schliesslich (F, G) wird sie ganz in den oberen Theil des Kopfes eingezogen. Der Kern unterliegt während dieser Vörgänge einer starken Grössenreduktion, indem er schliesslich fast nur aus Chromatin besteht (bei solchen Anneliden, wie den angezogenen, macht

Fig. 15.

Schema eines Durchschnittes durch ein gewundenes Samenkanälchen eines Säugethiers in Thätigkeit, um die Spermatogenese zu zeigen (die Chromosomenzahl ist nicht berücksichtigt). Die progressive Entwicklung der Spermatozoënbildner ist in den 8 Kreissektoren dargestellt. a junge Stützzelle, b Spermatogonie, c Spermatocyt, d Spermatide. In 1, 2, 3 und 4 liegen gegen das Centrum, mit der vergrösserten Stützzelle verbunden, junge Samenfäden; zu beiden Seiten der Stützzelle samenbildende Zellen oder Mutterzellen in Mitose. In den Abschnitten 5, 6, 7 und 8 liegen, gegen das Centrum mit dem Schwanztheile gerichtet, vorgeschrittenere Stadien von Samenfäden, beiderseits flankirt von jüngeren Spermatiden der folgenden Generation. Aus Böhm und Davidoff (Lehrb. d. Histol. d. Menschen).

er nur den kleinsten, untersten Theil des Kopfes aus)[3]). Der ganze Schwanz der Spermatozoën bildet sich wahrscheinlicher Weise aus dem Protoplasma der Spermatide (einige Autoren meinen jedoch den Ursprung des Achsenfadens aus dem Kern annehmen zu müssen). Das Spitzenstück wird — bei den Wirbelthieren — jedenfalls grösstentheils von der achromatischen Kernmembran hergeleitet. — Auch bei den Wirbelthieren entwickeln sich die Spermatozoën aus den Spermatiden und liegen längere Zeit in ganzen Bündeln zusammen. Sie setzen sich dabei einer Stützzelle — wahrscheinlich zum Zweck einer reichlichen Ernährung durch dieselbe — an; diese Stützzellen wurden früher irrthümlicher Weise für Mutterzellen der Spermatozoën gehalten Vergl. hierzu Fig. 15 und deren Erklärung.

Fig. 16.



Ei von Asterias glacialis nach Fol (Recherches sur la fécondation). EN Grenzschicht des Keimbläschens, no Keimfleck, Ec Reste des Follikelepithels, Em Chorion, Ev Dotterhaut.

Ebenso wie das Spermatozoon hat auch das thierische Ei durchweg den morphologischen Werth einer Zelle und besteht wie jede solche aus zwei Hauptbestandtheilen: dem Protoplasma, das in diesem Falle Dotter (speziell Bildungsdotter) genannt wird, und dem Kern, der hier den Namen Keimbläschen (Purkinjesches Bläschen) führt; endlich kann die Eizelle, wie viele andere Zellen, nackt sein, oder sie kann mit einer oder mehreren Umhüllungsmembranen versehen sein (vergl. Fig. 16). Die Form der

Eizelle ist meistens kuglig oder oval; in einigen Fällen, namentlich bei Insekten, länglich-wurstförmig; immer ist das Ei im Vergleich zu dem Spermatozoon durch eine geradezu riesige Grösse ausgezeichnet, weil es den, wenigstens für die ersten Entwickelungsvorgänge nöthigen Nahrungsstoff enthält.

Das Protoplasma der Eizelle ist oft mit vielen Einlagerungen versehen, die unter dem Namen Nahrungsdotter zusammengefasst werden; derselbe dient der Ernährung während der Entwicklung des Embryos. Ueber den Bau und die Vertheilung desselben, die in hohem Grade variieren, wird in einem folgenden Kapitel berichtet werden. — Das Keimbläschen des noch jugendlichen und noch nicht befruchtungsfähigen Eies ist immer von bedeutender Grösse und zeigt den typischen Bau ruhender Kerne: in dem klaren Kernsaft lässt sich ein Kerngerüst und ein oder mehrere, oft sehr grosse Kernkörperchen unterscheiden; letztere werden hier als Keimflecke (Wagner's Flecke) bezeichnet. Die besondere Grösse des Keimbläschens steht wohl in Beziehung zu der starken Ernährung und dem starken Wachsthum des Eies; bei diesen Vorgängen scheint der Kern immer eine grosse Rolle zu spielen. — In Bezug auf die Umhüllungen des Eies muss man mehrere Kategorien unterscheiden, je nachdem die Häutchen von der Eizelle selbst oder von umliegenden Zellen des Ovariums oder von Drüsen der Leitungswege während der Passage des Eies abgeschieden werden. Eine von der Eizelle selbst gebildete primäre Haut wird als Dotterhaut bezeichnet und ist einfach einer Zellmembran gleichzustellen (Fig. 16 E v); die übrigen Häute sind sekundäre, accessorische Gebilde, die der Eizelle von aussen aufgelagert werden. Die umliegenden Zellen im Ovarium (Follikelzellen) scheiden sehr oft eine dicke Haut ab, die dann als Chorion (Tunica adventitia) bezeichnet wird; in diese Kategorie gehört z. B. die sog. Zona pellucida des Säugethiereies. Sehr stark entwickelte accessorische Hüllenbildungen finden sich am Vogelei; nur die den Dotter fest umgebende Dotterhaut ist hier eine von der Eizelle selbst abgeschiedene Haut; eine Zeit lang findet sich um das Ovarialei auch eine Zona pellucida; aber diese wird vor der Reifung des Eies atrophisch und alle die ausserhalb der Dotterhaut an dem abgelegten Hühnerei befindlichen Hüllen sind

vom Eileiter und vom Uterus abgelagert; das Eiweiss und die Schalenhäute werden vom Eileiter, die Kalkschalen vom Uterus während des Durchgangs geliefert. Oft werden viele Eier in eine von den Eileitern abgeschiedene, gemeinsame Gallerthülle eingelagert (Amphibien, auch Acanthias, viele Mollusken u a.) oder mehrere Eier können in eine gemeinsame Eiweissmasse eingeschlossen werden, welche dann von einer festen, von der äusseren Haut des Thieres abgesonderten Haut umschlossen wird (Cocons der Regenwürmer und Blutegel). — Meistens können die Spermatozoën sich überall an der Oberfläche der Eihüllen einbohren; doch giebt es auch viele Thiere (namentlich viele Fische und Insekten), bei welchen die Eihüllen nur an bestimmten Stellen, die als Mikropylen bezeichnet werden, kleine Oeffnungen für die Spermatozoën haben und sonst impermeabel sind. Aber alle diese Verhältnisse haben für die folgende Darstellung nur eine sehr untergeordnete Bedeutung; dagegen müssen die zwei Hauptbestandtheile des Eies, der Dotter und das Keimbläschen, unser Interesse in hohem Grade festhalten.

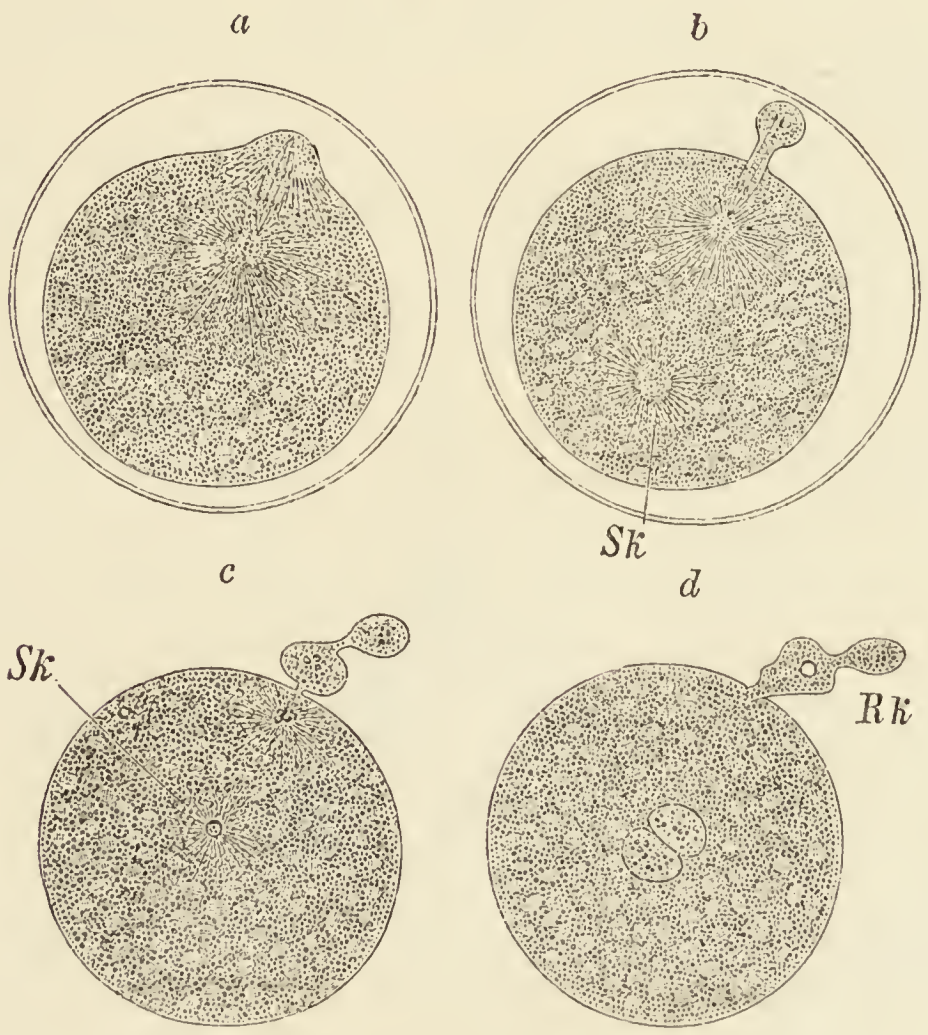
Auf die vielen Spezialitäten in Bezug auf die Bildung der Eier bei verschiedenen Thieren kann hier nicht eingegangen werden; nur einige Vorgänge der Bildung und der Reifung, die eine allgemeine Bedeutung haben und die namentlich in Bezug auf den Vergleich mit der Ausbildung der Spermatozoën von grösstem Werthe sind, seien hier besprochen. Es ist zunächst von grossem Interesse, dass die Ovogonien oder Ureier, d. h. die Zellen, aus deren Theilungen schliesslich die jungen, noch nicht ausgereiften und ausgewachsenen Eier hervorgehen, den Spermatogonien ganz allgemein vollkommen gleichen. Solche Keimzellen, rundliche Zellen mit grossem Kern und Kernkörperchen, die sich in den jugendlichen Genitalorganen finden und in beiden Geschlechtern gleich sind, kennt man bei den verschiedensten Typen: bei Wirbelthieren, Anneliden, Echinodermen, Coelenteraten, Nematoden u. s. w. Die Ovogonien theilen sich häufig, doch bei Weitem nicht so oft wie die Spermatozoën, indem immer weit mehr Spermatozoën, als Eier gebildet werden; die geschlechtliche Arbeitstheilung ist ja eine derartige, dass die Spermatozoën das Ei aufsuchen müssen, wofür eine möglichst grosse Zahl und starke Bewegungsfähigkeit derselben günstig

ist; die Eier dagegen haben für die Ernährung des sich entwickelnden Organismus zu sorgen, jedenfalls während der ersten Stadien; da sie also mit Nahrungsstoffen überladen sind, erfordern sie vor der Befruchtung ein starkes Wachsthum und kräftige Ernährung und deshalb können nur weit weniger Eier als Spermatozoën produziert werden. Aus der letzten Theilung einer Ovogonie gehen jugendliche Eizellen oder Ovocyten (erster Ordnung) hervor und diese machen nun ein sehr starkes Wachsthum durch, indem für eine längere Periode die Theilungsfähigkeit geschwunden ist; erst nachdem die definitive Grösse erreicht ist, tritt jene wieder ein und es finden nun zwei Zelltheilungen (Knospungen) statt, durch welche die Reife des Eies für die Befruchtung erzielt wird. Für diese Theilungen ist es zunächst charakteristisch, dass die Theilprodukte von höchst ungleicher Grösse sind; aus der ersten Theilung geht ein sehr grosses und ein im Verhältniss zu jenem gewöhnlich winzig kleines Theilstück hervor; ersteres ist fortan die jugendliche Eizelle (Ovocyte zweiter Ordnung), letzteres wird als erstes Richtungskörperchen bezeichnet. Die zweite Theilung verläuft in ganz ähnlicher Weise; aus derselben entsteht die von nun an reife Eizelle und das zweite Richtungskörperchen. Die Bildung dieser Richtungskörperchen (globules polaires, corpuscules de rebut) hat man heutzutage in allen Thiertypen nachgewiesen, sodass sie als ein Reifungsvorgang von allgemeinster Bedeutung betrachtet werden kann. In Fig. 17 a—d ist die Reifung (und Befruchtung) des Eies eines Blutegels dargestellt; in a sind Keimbläschen und Keimfleck — nachdem sie erst an die Oberfläche heranrückten — verschwunden und an ihrer Stelle hat sich eine excentrisch gelegene Kernspindel gebildet, über deren äusseres Ende das Ei bucklig emporgewölbt ist; in b ist das erste Richtungskörperchen fast fertig abgeschnürt, in c sind beide gebildet. Die Theilungen, durch welche die Richtungskörperchen gebildet werden, sind also echte Zelltheilungen und die Richtungskörperchen sind echte, kern- und protoplasmahaltige Zellen; da ihre Grösse so viel geringer als die des Eies ist, kann man den Vorgang ihrer Bildung als Zellknospung bezeichnen. In der Eizelle bleibt nach der Bildung der Richtungskörperchen ein Kern zurück, der weit kleiner und schwieriger

zu beobachten ist, als das ursprüngliche Keimbläschen und als Eikern (pronucléus femelle) bezeichnet wird. Ein solches Ei ist reif für die Befruchtung.

Der Zeitpunkt, an welchem die Richtungskörperchen gebildet werden, kann in Bezug auf das Eindringen des Spermatozoons in das Ei ein sehr verschiedener sein. Wohl in den meisten Fällen geschieht die Bildung der Körperchen bevor noch das Spermatozoon eingedrungen ist (bei den Seeigeln z. B. werden die Eier im Ovarium reif für die Befruchtung, werden erst im reifen Zustande ausgestossen und erst im Meerwasser befruchtet); in anderen Fällen, (z. B. beim

Fig. 17 a—d.



Bildung der Richtungskörperchen und Befruchtung bei Nephelis vulgaris nach O. Hertwig aus Claus (Lehrb. d. Zool.). Rk Richtungskörperchen, Sk Spermakern.

Neunaugen, Branchipus, Salpa, einigen Copepoden und Nacktschnecken) wird das erste Richtungskörperchen vor, das zweite erst nach dem Eindringen des Spermatozoons abgeschnürt; endlich in seltenen Fällen (so bei Ascaris megalocephala) werden beide Körperchen erst nach dem Eindringen des Spermatozoons gebildet; letzteres scheint

also in diesem Falle das Ei geradezu zur Ausstossung der Körperchen anzuregen. Gewöhnlich werden die beiden Richtungskörperchen an der gleichen Stelle ausgestossen und nach der Theilung des ersten liegen in solchem Falle alle dreie dicht beieinander. In einigen Fällen wird doch das zweite in grösserer oder geringerer Entfernung von dem ersten ausgestossen (z. B. bei Ascaris, Säugethieren); dann liegen sie auch später mehr oder weniger von einander entfernt. Die Richtungskörperchen werden ja gewöhnlich gänzlich aus dem Ei ausgestossen; doch giebt es Fälle (z. B. bei den Fliegen und Bienen), in welchen keine völlige Abschnürung derselben stattfindet und ihre Kerne in der Peripherie des Dotters liegen bleiben, bis sie nach und nach resorbiert werden. Bei anderen Insekten (z. B. Blattläusen, Schaben) werden jedoch die Körperchen völlig aus dem Ei ausgestossen.

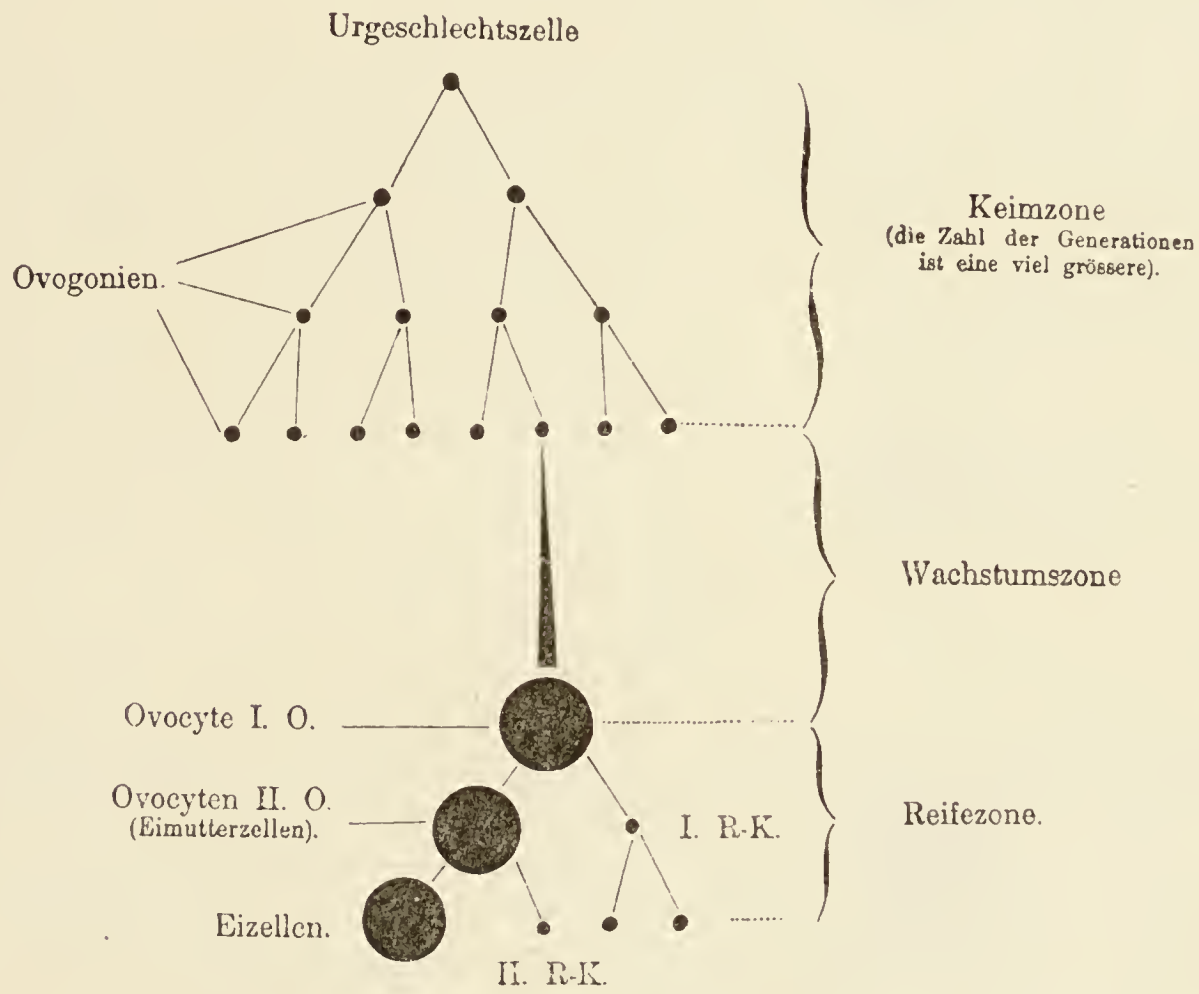
Bei Eiern, die befruchtet werden sollen, schnüren sich immer zwei Richtungskörperchen ab (über parthenogenetische Eier wird im nächsten Abschnitt gesprochen werden). Während das zweite von dem Ei ausgestossen wird, theilt sich in den allermeisten Fällen das erste in zwei gleiche Zellen, sodass also zuletzt drei Richtungskörperchen vorhanden sind; das Ei bildet also mit seinen Richtungskörperchen einen Komplex von vier Zellen (eine Tetrade), ebenso wie ja durch die Theilung der Spermatocyten eine Tetrade (der vier Spermatiden) gebildet wurde. Nur in ganz wenigen Fällen (namentlich bei einigen Insekten) unterbleibt die Theilung des ersten Richtungskörperchens und für einen einzigen Fall (bei der Biene) wurde in neuerer Zeit angegeben, das erste Körperchen bleibe ungetheilt, während das zweite sich theile. Das wäre ein sehr vereinzelter Ausnahmefall.

Früher oder später nach der Befruchtung gehen die Richtungskörperchen zu Grunde; sie nehmen an der Entwicklung gar keinen Antheil, sondern zerfallen und verschwinden spurlos.[4])

Schon oben wurde auf die Aehnlichkeit zwischen der Eitetrade und der Spermatidentetrade hingewiesen. Noch schlagender wird diese Aehnlichkeit aber, wenn wir die feineren Vorgänge bei der Bildung der Richtungskörperchen betrachten. Zu diesem Zweck werde dasselbe Thier herangezogen, dessen Samenentwicklung oben

geschildert wurde: Ascaris megalocephala var. bivalens. Die Eiröhre besteht hier ganz wie die Hodenröhre aus drei Abschnitten, einer Keimzone, einer Wachsthumszone und einer Reifezone und wie die Bildungsgeschichte der Samen- und Eizellen im Allgemeinen übereinstimmt, mag aus einem Vergleich der Schemata Fig. 12 und 18 ersehen werden. In der Keimzone sind die Ovogonien vorhanden; diese ähneln ganz den Spermatogonien und theilen sich in derselben Weise wie diese: zwischen je zwei Theilungen

Fig. 18.

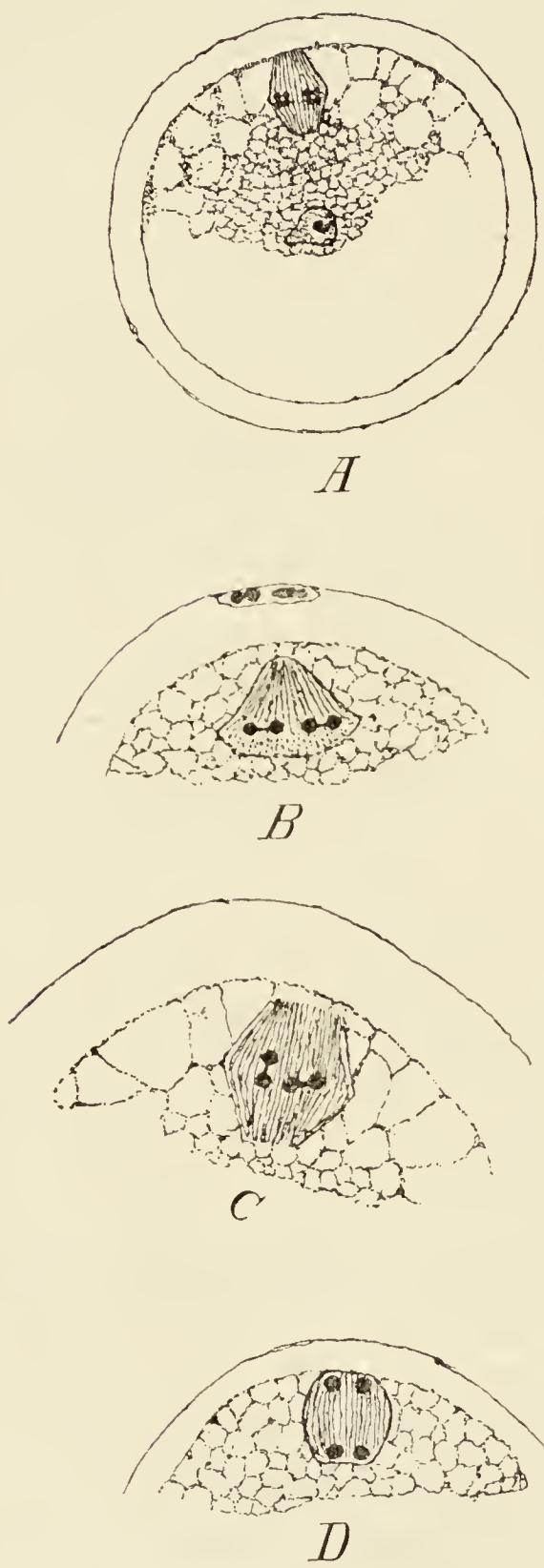


Schema der Eibildung und Eireifung bei Ascaris nach Boveri (Ergebnisse d. Anat. u. Entw. Bd. 1).

tritt der Ruhezustand der Zelle ein und es werden immer vier bandförmige Chromosomen gebildet, die eine einfache Spaltung durchmachen. In der Wachsthumszone finden keine Theilungen statt, sondern die jugendlichen Eier wachsen stark und es werden Dotterkörner in ihnen abgelagert. Die in die Reifezone übertretenden Eier sind die Ovocyten erster Ordnung und es finden nun nach dem Eindringen des Spermatozoons die zwei Theilungen statt, durch welche

das Ei und die drei Richtungskörperchen gebildet werden. Diese Theilungen stimmen mit jenen, aus welchen die vier Spermatiden hervorgehen, sehr genau überein (abgesehen davon, dass die Spermatiden gleicher, das Ei und die Richtungskörperchen sehr ungleicher

Fig, 19 A—D.



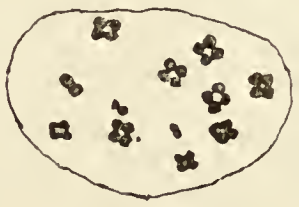
Bildung der Richtungskörperchen bei Ascaris megalocephala nach Boveri (Zellen-Studien. Heft 1). A erste Richtungsspindel mit 2 doppelt gespaltenen (viertheiligen) Chromosomen; im Centrum des Eies liegt das Spermatozoon; das Protoplasma nur in der oberen Eihälfte eingezeichnet. B Stadium vor der Ausbildung der zweiten Richtungsspindel mit zwei (halbierten) Chromosomen, die noch tangential gestellt sind; oberhalb des Eies das erste Richtungskörperchen, der Membran anliegend. C weiteres Stadium: das eine Chromosom ist 90°, das andere nur ganz wenig gedreht. D Stadium kurz vor der Abschnürung des zweiten Richtungskörperchens: die Hälften der Chromosomen sind weit aus einander gerückt. B—D stärker vergrössert als A.

Grösse sind und dass erstere alle vier funktionsfähig sind, während die Richtungskörperchen zum Untergang bestimmt sind). Es bilden sich bei der ersten Theilung zwei doppelt gespaltene (viertheilige)

Chromosomen, die während der Theilung halbiert werden, sodass die Ovocyte zweiter Ordnung und das erste Richtungskörperchen je zwei zweitheilige Chromosomen enthalten Die zweite Theilung folgt der ersten unmittelbar, ohne ein dazwischen eingeschobenes Ruhestadium, und durch diese Theilung werden wiederum die Chromosomen halbiert, sodass die reife Eizelle und die drei Richtungskörperchen je zwei einfache Chromosomen enthalten. (Vergl. hierzu Fig. 19 A—D.) Man sieht, welche genaue Uebereinstimmung zwischen der Spermatozoënbildung und der Eireifung herrscht.

Früher wollte man einen Unterschied zwischen der Spermatozoënbildung und der Eireifung darin finden, dass die Centrosomen und Strahlungen bei der letzteren fehlen sollten, während sie in den Spermatocyten und Spermatiden vorhanden sind. Nach Mittheilungen von Lebrun (Anat. Anz. 1892), sowie von Häcker (Verhandl. d. deutschen zool. Gesellschaft 1894) sind jedoch die Centrosomen auch konstante Bestandtheile der Eizelle bei Ascaris (wie man sie ja auch bei vielen anderen Eiern gefunden hat).

Fig. 20.



Keimbläschen eines reifenden Eies von Branchipus Grubei nach Brauer (Abhandl. der Berliner Akad. 1892). Die meisten Chromosomen sind von der Fläche, wenige von der Seite gesehen.

Nicht nur bei Ascaris, sondern auch bei vielen anderen Thieren hat man die eben erwähnten Vorgänge bei der Eireifung nachgewiesen, und es ist wahrscheinlich, dass dieselben überall principiell gleich sind. Durch dieselben wird also (wie bei der Bildung der Spermatiden) Masse des Chromatins und Zahl der Chromosomen auf die Hälfte derjenigen der ursprünglichen Keimzellen reduziert. Die Zahl der Chromosomen ist übrigens bei verschiedenen Thieren sehr verschieden. Beispielsweise bei Ascaris megalocephala var. univalens wird nur 1 viertheiliges Chromosom gebildet, bei Branchipus 12, bei Artemia 84, beim Landsalamander 12. (Die Zahl der ursprünglichen Geschlechtszellen ist, wo die Sache bis jetzt genügend verstanden wurde, die doppelte.) In Fig. 20 ist

das Keimbläschen eines reifenden Branchipus-Eies dargestellt, in welchem die viertheiligen Chromosomen deutlich erkennbar sind.

Gestützt auf die Uebereinstimmung zwischen der Bildung der vier Spermatiden (die sich ja alle zu Spermatozoën entwickeln) und der Scheidung der Ovocyte in Ei und Richtungskörperchen hat namentlich O. Hertwig die Theorie ausgeführt, dass die Richtungskörperchen den morphologischen Werth abortiver Eier haben und diese Ansicht ist noch immer die am besten begründete unter den zahlreichen, über den Werth der erwähnten Gebilde ausgesprochenen Hypothesen, wenn ihr auch noch immer gewisse Schwierigkeiten entgegen stehen. Die moderne naturphilosophische Schule wollte zwischen dem ersten und dem zweiten Richtungskörperchen einen fundamentalen Unterschied aufstellen; aber diese, sowie die meisten sonstigen aprioristischen Behauptungen dieser Schule finden in der Natur keinen Anhaltspunkt und die Richtungskörper sind sich alle drei sicherlich gleichwerthig.

Der Zweck der Reduktion der Chromosomen an Masse und Zahl ist sehr leicht zu verstehen unter der — nach alledem, was man heutzutage über die Zelle weiss — sehr berechtigten Voraussetzung, dass eine bestimmte Masse Chromatin und eine bestimmte Zahl Chromosomen für jede Zellform typisch ist. Wenn man dies festhält und zugleich weiss, dass das befruchtete Ei oder die erste Furchungszelle an Masse des Chromatins und Zahl der Chromosomen mit den ursprünglichen Keimzellen (Spermatogonien und Ovogonien) übereinstimmt, dann ist die Sache sehr einfach. Würden nämlich die ursprünglichen Keimzellen (eine Ovogonie und eine Spermatogonie) sich mit einander vereinigen, so würde dadurch Masse des Chromatins und Zahl der Chromosomen in der so gebildeten Zelle auf das Doppelte erhöht werden. Indem nun in der sich zur Theilung anschickenden Ovocyte und Spermatocyte erster Ordnung eine Quertheilung des ursprünglichen Chromatinfadens unterbleibt, wird nun gleich von vornherein die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert; jedes derselben entspricht an Masse wahrscheinlich zwei gewöhnlichen. Bei der ersten Theilung wird es nun auf das normale Mass, bei der zweiten auf die Hälfte des normalen Masses reduziert. Denn eben weil das Ruhestadium zwischen den beiden Theilungen

fehlt und die Chromosomen gleich doppelt gespalten werden, sind die letzteren nicht im Stande, ihre Masse auf das normale Mass zu ergänzen; in dem Ruhestadium der Zelle findet nämlich immer das Wachsthum, die Massenzunahme des Chromatins statt. Somit ist die reife Eizelle und ebenso die reife Samenzelle, sowohl was die Masse des Chromatins, als was die Zahl der Chromosomen betrifft, auf die Hälfte des — für die betreffende Art — normalen Masses reduziert. Indem sie bei der Befruchtung zur Vereinigung kommen, ergänzen sie sich zu einer in Bezug auf Masse des Chromatins und Zahl der Chromosomen normalen Zelle.

Schliesslich sei nur noch auf die Uebereinstimmung mit den Vorgängen bei der Conjugation der Infusorien hingewiesen. Auch hier theilt sich ja der Geschlechtskern bei jedem Individuum durch zwei Theilungen in vier Kerne, von welchen dreie resorbiert werden, ganz wie die Richtungskörperchen (Richtungskerne) einiger Insekten, die ja im Dotter resorbiert werden — jener Vorgang entspricht der Richtungskörperbildung. Danach ist aber insofern ein Unterschied vorhanden, als der übrigbleibende Kern sich nochmals in den Wanderkern und den stationären Kern theilt; jedes Infusorien-Individuum entspricht insofern der Eizelle + Samenzelle, als sein Nebenkern sowohl das ♂-Element — den Wanderkern — als das ♀ — den stationären Kern enthält.[5])

Anmerkungen

[1]) Bei mehreren Schnecken (Paludina, Murex u. a.) kommt eine merkwürdige Dimorphie der Samenfäden vor; so finden sich bei Paludina, bei welcher die Sache am genauesten untersucht wurde, „haarförmige“ und „wurmförmige“ Spermatozoën; letztere sind bedeutend grösser und am einen Ende mit einem Büschel Cilien versehen. Nur die haarförmigen sind im Stande, die Befruchtung des Eies vorzunehmen; die Bedeutung der wurmförmigen ist räthselhaft; sie scheinen zu Grunde zu gehen, ohne eine Rolle bei der Befruchtung zu spielen. Vergl. M. v. Brunn, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23. 1894. Beim Opossum hat Selenka merkwürdige Doppelspermatozoën gefunden: zwei Spermatozoën sind durch eine dünne Platte, die vorn in einen festeren Bügel verdickt ist, verbunden. Zuletzt lösen sie sich doch von einander ab. Aehnliches kommt auch bei Schwimmkäfern vor.

[2]) Ueber den Bau der Spermatozoën vergl. O. S. Jensen, Die Struktur der Samenfäden. Bergen 1879, sowie Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30. 1887,

sowie namentlich Ballowitz, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 32. 1888; Bd. 36. 1890; Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 50. 1890; Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. 11. 1894. — Grobben, Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 1. 1878.

3) Aus der grossen Litteratur über die Bildungsgeschichte der Spermatozoën seien nur folgende neuere Arbeiten genannt: O. Hertwig, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36. 1890. — Brauer, ibid., Bd. 42. 1893. — W. Voigt, Arbeiten aus d. zool. Institut Würzburg, Bd. 7. 1885. — Platner, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27 u. 33. — Flemming, ibid., Bd. 29 u. 31. — Pictet, Mitth. zool. Stat. Neapel, Bd. 10. 1891. — Gute, ausführliche Uebersichtsartikel von F. Hermann in den Ergebn. d. Anat. u. Entwgesch., Bd. 1—2.

4) Ueber die Bildung der Richtungskörperchen vergl. Bütschli, Abh. d. Senckenberg. Gesellsch., Bd. 10. 1876. — Boveri, Zellen-Studien, Heft I und III. 1887—90. — Brauer, Abhandl. d. Berl. Akademie 1892. — Blochmann, Morphol. Jahrb., Bd. 12 u. 15. — Julin (Styelopsis grossul.), Bull. scientif. de la France et de la Belgique, Tome 25. 1893 und zahlreiche Andere.

5) Für die Thatsache, dass bei den Infusorien die Kerne in Geschlechtskerne und vegetative Kerne differenziert sind und dass andrerseits bei ihnen keine Centrosomen vorkommen, hat man in der neuesten Zeit mehrere Erklärungsversuche gemacht. So wollte M. Heidenhain den vegetativen Kern der Infusorien dem Kern, den Geschlechtskern jener dem Centrosoma und der aus diesem hervorgehenden „Centralspindel“ der gewöhnlichen thierischen Zelle gleichstellen; dabei sollte das Chromatin der Geschlechtskerne bei der Umbildung in das Centrosoma verloren gegangen sein. Ganz den umgekehrten Versuch hat Julin gemacht: er wollte das Centrosoma dem vegetativen Kern, den Kern gewöhnlicher Zellen dem Geschlechtskern der Infusorien gleichstellen. Nach beiden Annahmen wären also die zwei Kerne der Infusorien in den gewöhnlichen Zellen vertreten und bildeten bei der Theilung eine einheitliche Kerntheilungsfigur. Beiden Hypothesen fehlt aber eine genügende Begründung. Vergl. M. Heidenhain, Neue Unters. über die Centralkörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894. — Julin, Bull. scientif. de la France et de la Belgique, Tome 25, 1893.

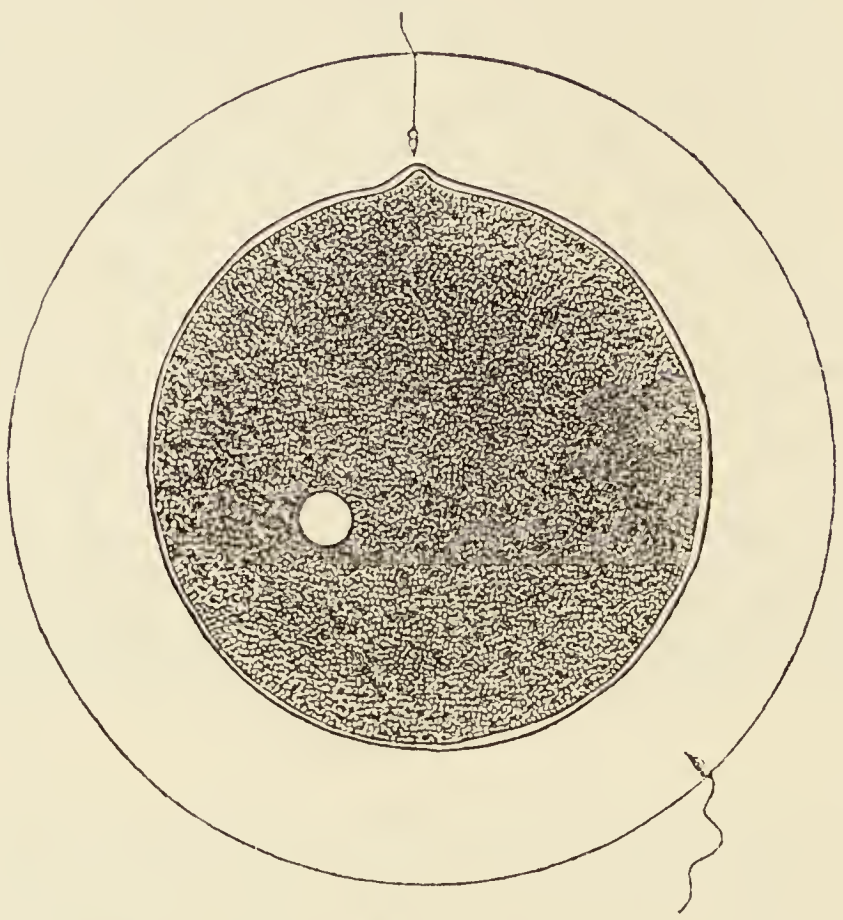
III

Der Befruchtungsvorgang — Eindringen des Spermatozoons in das Ei; Eikern und Spermakern; Centrenquadrille und Ausbildung der ersten Furschungsspindel — Pathologische und physiologische Polyspermie — Parthenogenese (nothwendige nnd fakultative)

Durch die Bildungsgeschichte der Spermatozoën und die Reifungsvorgänge des Eies wurden also dem im vorhergehenden Abschnitt Mitgetheilten zufolge beiderlei Geschlechtszellen auf die Hälfte ihrer Chromatinmasse und ihrer Chromosomenzahl reduziert. Indem sie nun zusammentreten, mit einander zu einer Zelle verschmelzen, wird das für die Art normale Gleichgewichtsverhältniss wieder hergestellt. Dieses geschieht, indem das Spermatozoon in das Ei eindringt.

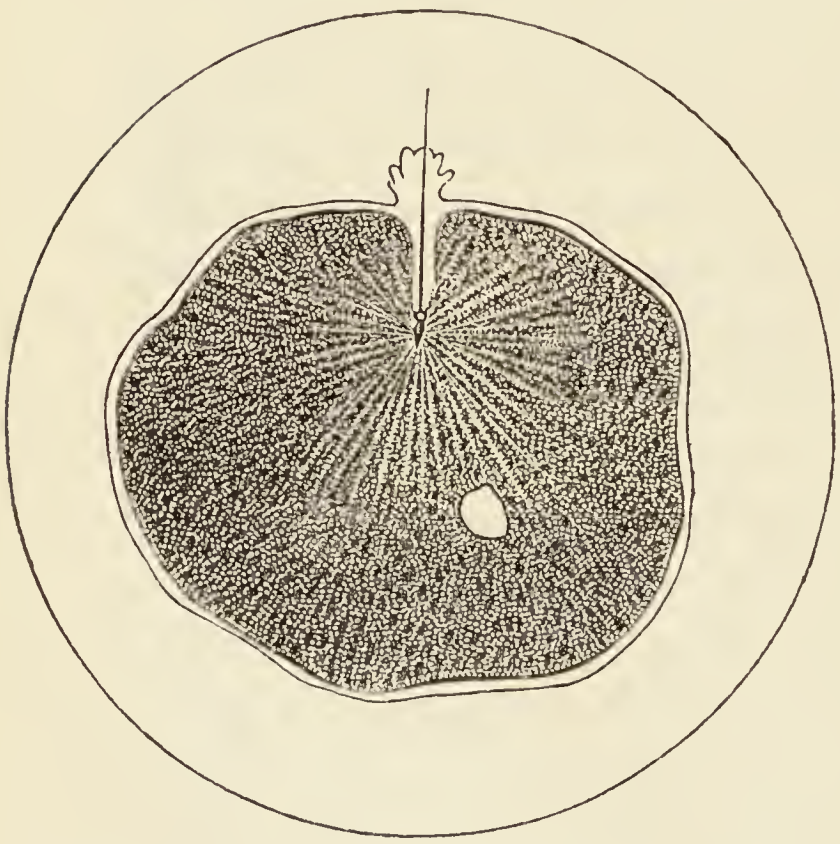
Die äusseren Vorgänge bei der Befruchtung lassen sich am leichtesten und am schönsten an Eiern von Seesternen und Seeigeln studieren, welche sich „künstlich“ befruchten lassen und hübsch durchsichtig sind. Hat man die künstliche Befruchtung, z. B. an Seeigeln, vorgenommen, so sammeln sich die Spermatozoën, — wahrscheinlich durch einen besonderen Stoff angezogen — um die reifen Eier (oft ist ein solches Ei ganz von Spermatozoën bedeckt, deren Schwänze in lebhafter Bewegung sind) und fangen nun an, sich in die ziemlich dicke, gallertige, die Eizelle umschliessende Hülle einzubohren (Fig. 16 Em). Dem zuerst eindringenden treibt der Dotter des Eies einen kleinen Vorsprung oder Höcker entgegen, den Empfängnisshügel (Fig. 21). Indem das Spermatozoon immer weiter vordringt, kommt es schliesslich mit dem Empfängnisshügel in Berührung und dringt in denselben ein; in diesem Augenblick scheidet das Ei an seiner ganzen Oberfläche ein feines, dünnes aber festes

Fig. 21.



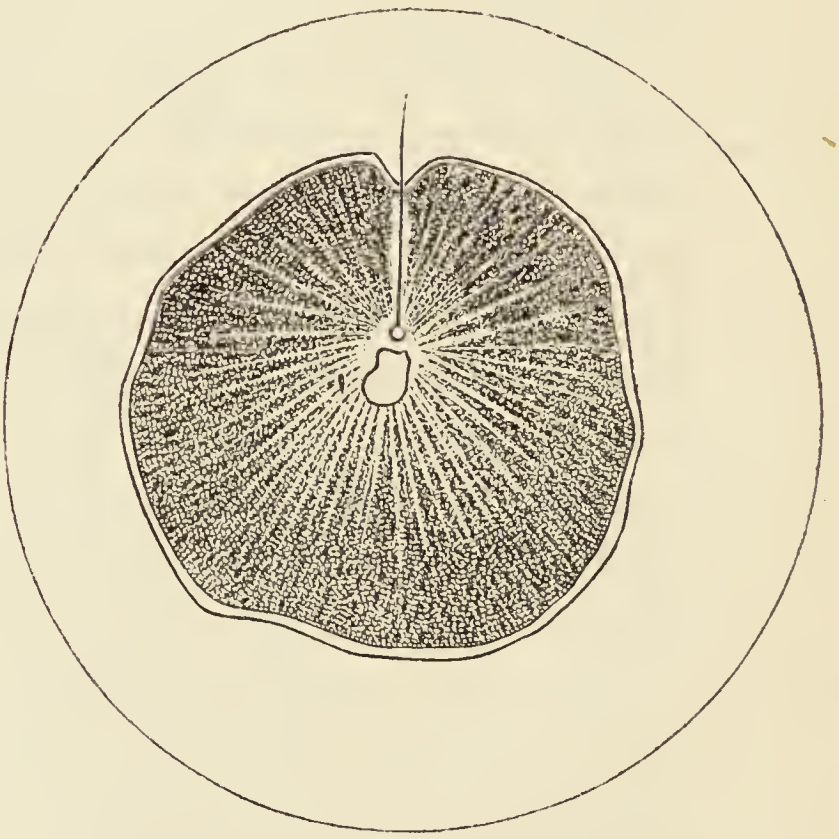
Das Eindringen des Spermatozoons in das Ei von Toxopneustes. Nach Selenka aus v. Jhering (Vorträge für Thierärzte. Serie 1, Heft 4).

Fig. 22.



Weiteres Stadium der Befruchtung von Toxopneustes. Nach Selenka aus v. Jhering a. a. O.

Fig. 23.

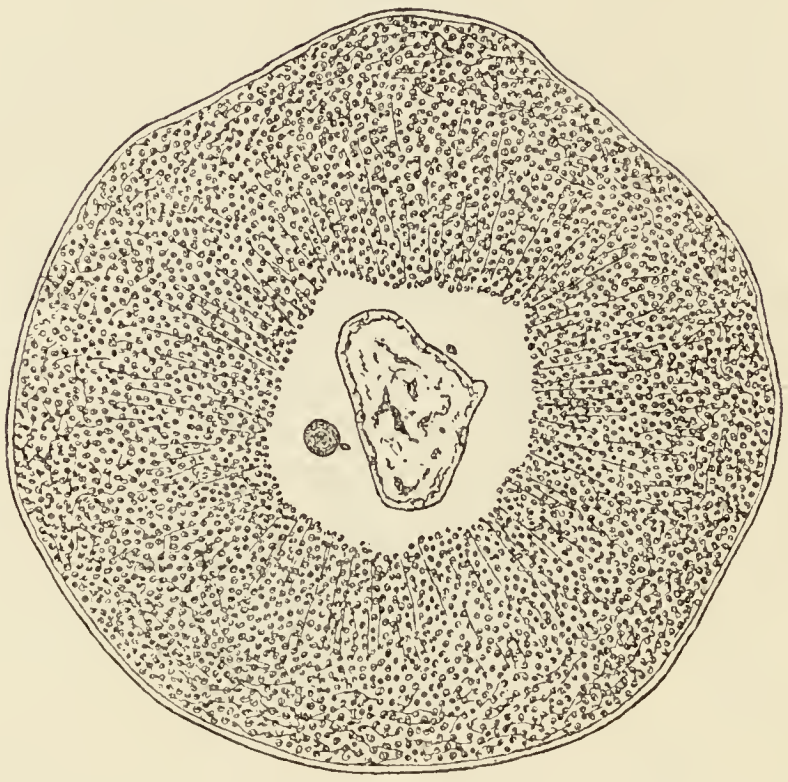


Noch weiteres Stadium der Befruchtung von Toxopneustes nach Selenka aus von Jhering a. a. O.

Häutchen aus, das Befruchtungshäutchen oder die Befruchtungsmembran; dieses hebt sich immer stärker vom Dotter ab und verhindert das Eindringen weiterer Spermatozoën. Versuche der neueren Zeit haben gezeigt, dass eine solche Membran sich auch unter der Einwirkung gewisser künstlicher Reize abscheidet; so hebt sie sich gleich ab, wenn die Eier in mit Chloroform oder Benzol versetztes Wasser gebracht werden; befruchtete Eier können in dieser Weise zur Bildung einer neuen Membran innerhalb des Befruchtungshäutchens veranlasst werden (Hertwig, Herbst).

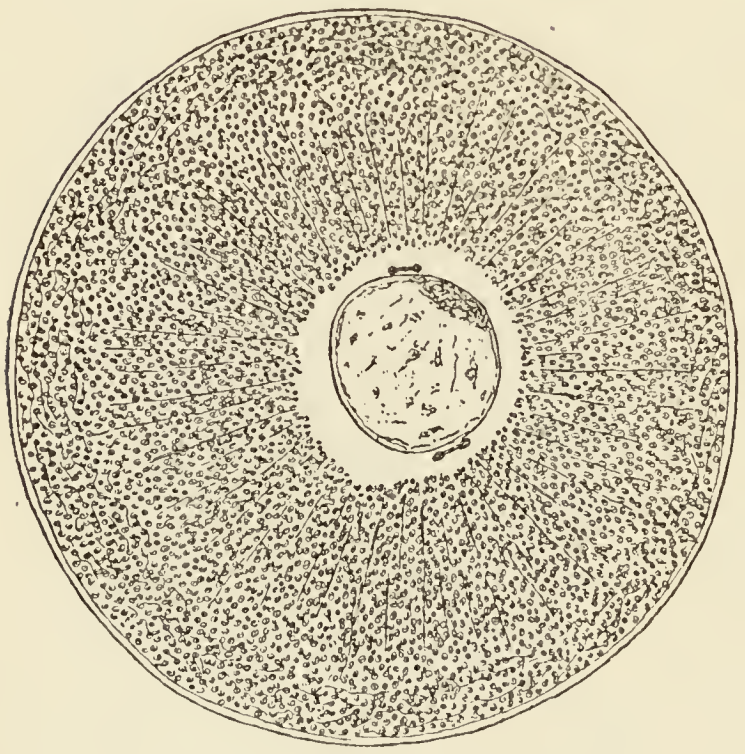
Der Samenfaden dringt nun immer weiter in den Dotter ein und dabei machen sich wichtige Veränderungen an ihm geltend (Fig. 22—23). Was den Schwanz des Samenfadens betrifft, so ist über sein Schicksal nichts Sicheres bekannt. Für einige Fälle ist es wahrscheinlich, dass der dem Kopf zunächst liegende Theil desselben mit in den Dotter eindringt und hier aufgelöst wird, während der äusserste Theil ausserhalb des Eies bleibt und hier schwindet. Weit wichtigeren Umbildungen unterliegt aber der Kopf des Spermatozoons. Zunächst löst sich von der Hauptmasse desselben ein kleiner Körper ab, das Centrosoma („Spermocentrum"); der übrige, chromatische Theil des Kopfes schwillt bald an und bildet sich zu einem Kerne, dem Spermakern oder „Pronucleus mâle" aus. Das Spermocentrum umgiebt sich bald mit einer Strahlung und wandert zusammen mit dem Spermakern dem Eikern und dem neben diesem liegenden Centrosoma („Ovocentrum") entgegen. Sind die zwei Kerne in unmittelbare Nähe zu einander gerückt (Fig. 24), so fangen die beiden Centrosomen an, sich zu strecken, werden hantelförmig (Fig. 25), theilen sich und ihre Tochtercentrosomen führen nun den merkwürdigen Vorgang aus, der als „Centrenquadrille" bezeichnet wird (Fig. 26). Jede Hälfte des Spermocentrums wandert in der hellen, die Kerne und Centrosomen umgebenden Aureole einer Hälfte des Ovocentrums entgegen und verschmilzt mit ihr, sodass zwei gemischte Centrosomen entstehen, jedes aus einer Hälfte des Spermocentrums und einer Hälfte des Ovocentrums hervorgegangen. Diese werden direkt zu den Centrosomen der ersten Furchungsspindel. Während dieser Vorgänge haben sich Ei- und Spermakern dicht aneinandergelegt und die frühere Befruchtungslehre nahm eine völlige

Fig. 24.



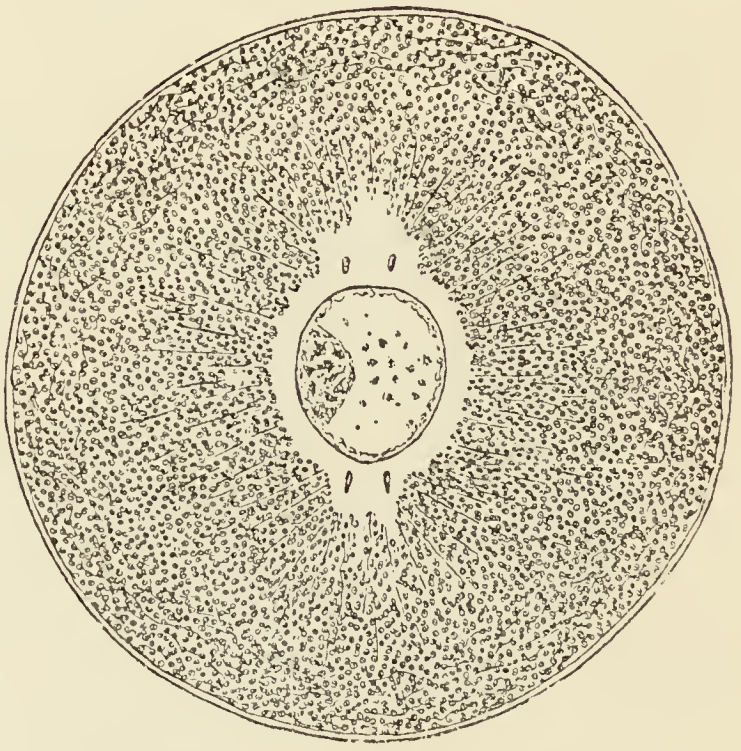
Ei eines Seeigels kurz nach der Befruchtung. Der grössere Eikern und der kleinere Samenkern haben (jeder in seiner unmittelbaren Nähe) ein Centrosoma. Nach Fol (Anat. Anzeiger. 1891).

Fig. 25.



Weiter entwickeltes Befruchtungsstadium eines Seeigels. Die Centrosomen sind in Theilung begriffen. Nach Fol a. a. O.

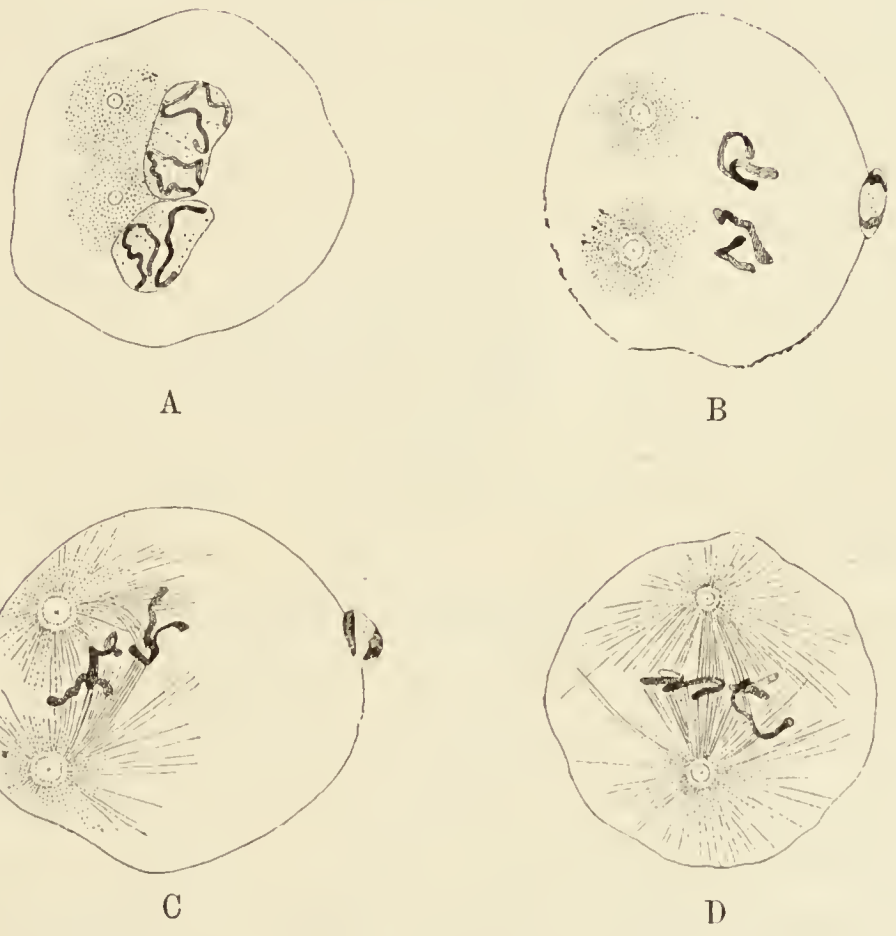
Fig. 26



Noch weiter entwickeltes Befruchtungsstadium: die bei der Theilung der Centrosomen entstandenen ♂ und ♀ Halbcentrosomen sind in der Wanderung auf einander zu begriffen (vergl. den Text). Nach Fol a. a. O.

Verschmelzung derselben als nothwendiges und wesentliches Moment bei der Befruchtung an. Die neueren Untersuchungen haben indessen festgestellt, dass es sich damit anders verhält: in den meisten der genauer untersuchten Fälle kommt es zu gar keiner wirklichen Verschmelzung von Ei- und Samenkern in der Eizelle selbst (sondern erst ihrer Theilhälften in den zwei ersten Furchungskernen) und wo eine Verschmelzung stattfindet, scheinen die Chromosomen der beiden Kerne unabhängig von einander zu bleiben; jedenfalls ist die Verschmelzung der beiden Pronuclei kein nothwendiger oder wesentlicher Vorgang. Da, wie oben erwähnt wurde, die Masse jedes Chromosoms auf die Hälfte des normalen Maasses für die sich zur Theilung

Fig. 27 A—D.



Vier Stadien der Befruchtung und Theilung des Eies von Ascaris megalocephala (vergl. den Text). In B und C ist (rechts) ein Richtungskörperchen sichtbar. Nach Boveri (Zellen-Studien. Heft 2).

anschickenden reduziert war, so gehen die Kerne zunächst in ein Ruhestadium ein, bilden Gerüst und Nucleolen aus; die weiteren Stadien der Umbildung der Kerne zu der ersten Furchungsspindel, so wie sie normaler Weise vor sich gehen, sind in Fig. 27 A—D dargestellt. In jedem Kern bildet sich zunächst die entsprechende

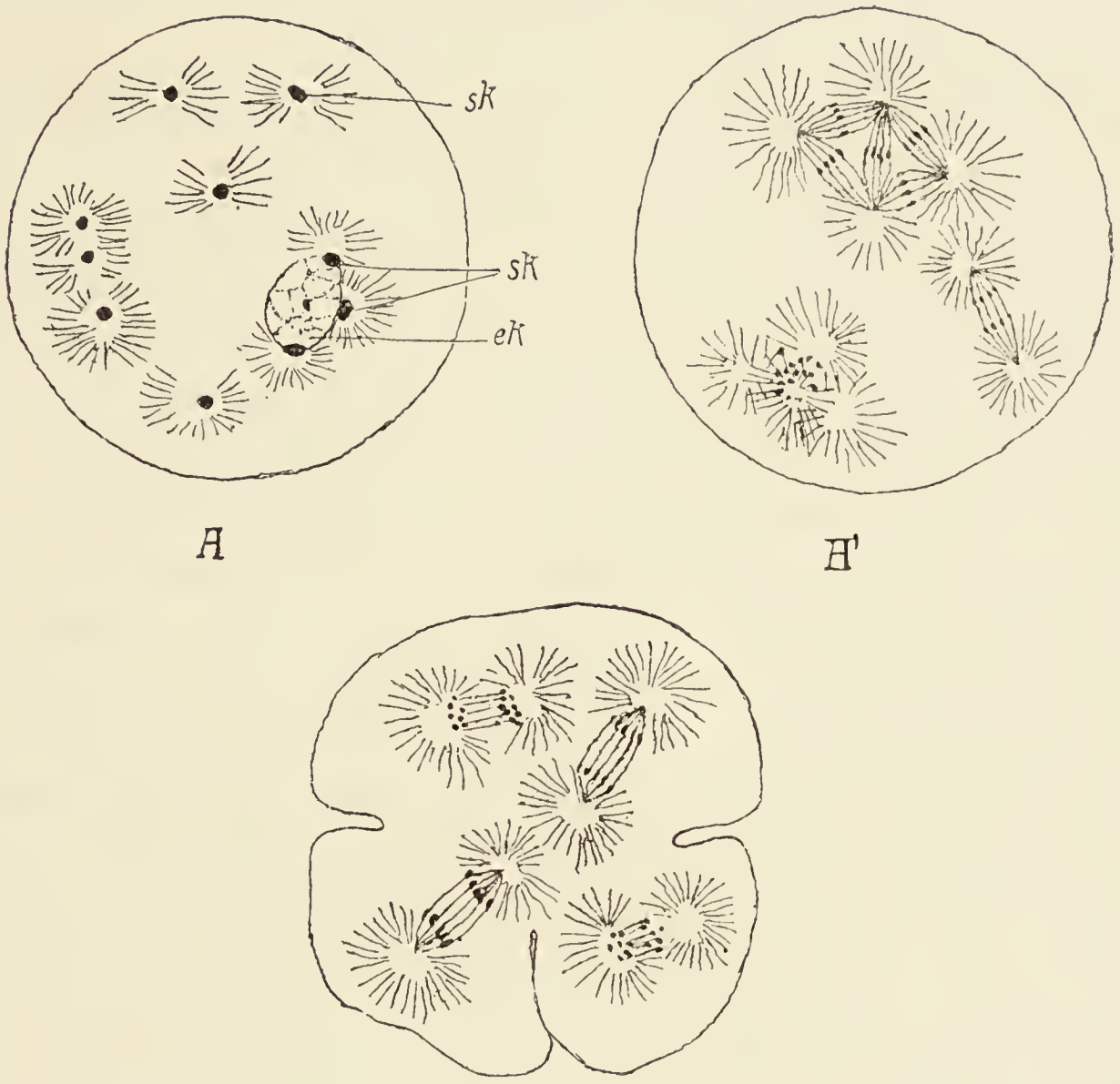
Anzahl Chromosomen aus, wie sie in der reifen Eizelle (nach Ausstossung der Richtungskörperchen) oder in der Spermatide vorhanden gewesen war, also z. B. bei Ascaris megalocephala var. bivalens 2. Diese Chromosomen sind gewöhnlich lang und bandförmig, wie es auch diejenigen der Spermatogonien und Ovogonien waren. Die Kernmembranen werden nun aufgelöst und die vier Chromosomen ordnen sich zu einer Aequatorialplatte an; sie spalten sich in gewöhnlicher Weise der Länge nach und jede der zwei ersten Furchungszellen erhält somit 2 ♂- und 2 ♀-Chromosomen, die nun, wenn der Kern in den Ruhezustand übergeht, zur Bildung des Kerngerüstes zusammen treten. Die Theilung der befruchteten Eizelle gleicht ganz derjenigen der Spermatogonien und Ovogonien [1]).

Es geht aus der obigen Darstellung hervor, dass die Befruchtung in der Vereinigung zweier gewissermaassen reduzierten Zellen besteht, welche sich zu einem vollständigen, entwickelungsfähigen Elementarorganismus ergänzen. Es wird bei der Befruchtung nicht nur ein Kern, sondern auch ein Centrosoma in das Ei eingeführt, wie denn im Ei nicht nur ein Kern, sondern auch ein Centrosoma vorhanden ist [2]). Die beiden Vorkerne (Pronuclei) liefern beide einen gleichen Antheil chromatischer Substanz an die ersten Furchungskugeln, indem die Zahl der Chromosomen im Ei- und im Spermakern eine gleiche ist [3]).

In Fällen, wie die oben besprochenen, dringt normaler Weise nur ein Spermatozoon in das Ei ein; die anderen werden durch das rasche Ausscheiden der Befruchtungsmembran am Eindringen verhindert. Hier also nicht nur genügt allein ein Samenfaden zur Befruchtung, sondern ein Eindringen mehrerer solcher (Ueberfruchtung oder Polyspermie) wirkt meistens geradezu schädlich aut die Entwickelung ein. Wenn nämlich mehrere Samenfäden in das Ei eines Seeigels oder Seesternes eindringen, so entwickelt sich dieses ausnahmslos abnorm; anstatt der gewöhnlichen, sehr regelmässigen Furchung des Eies tritt eine ganz unregelmässige, sog. Barockfurchung auf. In Fig. 28 A, A' B sind einige überfruchtete Eier dargestellt. In A sieht man 10 Spermakerne mit Strahlungen, von welchen dreie sich dem Eikerne angelegt haben, andere sich gegenseitig fast zur Berührung genähert haben, und wiederum andere

gänzlich isolirt sind. In A' sieht man zwei unregelmässige, mehrpolige Kernfiguren, die offenbar aus mehreren Kernen und Centrosomen entstanden sind, sowie eine zweipolige, augenscheinlich aus einem einfachen Spermakern entstandene. In B endlich ist das Ei in der Barockfurchung begriffen; durch drei tief einschneidende

Fig. 28 A—B.



A A'

B

Polysperm befruchtete Eier eines Seeigels (Strongylocentrotus lividus) nach O. und R. Hertwig (Unters. z. Morph. u. Phys. d. Zelle. 5). A nach Behandlung des unbefruchteten Eies mit Nikotinlösung; 10 Spermakerne (sk), 1 Eikern (ek). A' weiteres Stadium eines ebenso behandelten Eies; mehrere z. Th. unregelmässige Kerntheilungsfiguren sind aufgetreten. B Polysperm befruchtetes Ei (nach Einwirkung von Chininlösung auf das unbefruchtete Ei), in abnormer, unregelmässiger Furchung begriffen.

Furchen beginnt es sich in drei ganz ungleiche Stücke zu theilen; mehrere Kernfiguren sind sichtbar. Wenn nur zwei Spermatozoën in das Ei eindringen, legt sich gewöhnlich nur einer der Spermakerne dem Eikern an; es bildet sich eine vierpolige Kerntheilungs-

figur und das Ei zerfällt auf einmal in vier, nicht wie gewöhnlich in zwei Zellen Auch die folgenden Furchungen tragen den Charakter einer Doppelfurchung, indem die Zahl jeder Zellenform in den späteren Stadien doppelt so gross ist, wie gewöhnlich. Es bilden sich Blastulae, die sich aber nicht normal weiter entwickeln, sondern zu Grunde gehen. Früher meinte man, aus solchen Doppelbefruchtungen entständen Zwillingsbildungen, aber es gelang Driesch bei seinen Versuchen nicht, solche zu erhalten.

Wie oben gesagt, kann bei normalen Eiern (von Seeigeln, Seesternen u. s. w.) das Eindringen mehrerer Spermatozoën nicht oder nur ganz ausnahmsweise eintreten, weil das Ei, sobald es das erste Spermatozoon empfängt, die Befruchtungsmembran ausscheidet, welche andere Spermatozoën am Eindringen verhindert, und noch dazu kann das Eiprotoplasma selbst eine abstossende Wirkung auf weitere Spermatozoën ausüben. Sind aber die vitalen Fähigkeiten der Eier herabgesetzt, so tritt sehr leicht Polyspermie ein, weil dann die Befruchtungsmembran so langsam abgeschieden wird, dass mehrere Spermatozoën Zeit haben, sich einzubohren; sind die Eier sehr abgeschwächt, so bildet sich überhaupt keine Befruchtungsmembran und die Samenfäden dringen massenweise ein. Solche Bedingungen für Polyspermie können künstlich hervorgebracht werden, am einfachsten dadurch, dass man die Eier überreif werden lässt, indem man sie 24 Stunden oder länger nach der Entleerung im Wasser verbleiben lässt, ehe die Befruchtung eingeleitet wird.[4]) Auch wenn die Thiere, welchen die Geschlechtsprodukte entnommen werden, einige Zeit vorher in kleineren Wassermengen gehalten wurden, werden die Eier abgeschwächt und es tritt leicht Ueberfruchtung ein; endlich kann man die Lebensfähigkeit der Eizelle dadurch herabsetzen, dass man sie vor der Befruchtung auf kürzere Zeit der Einwirkung schwacher Lösungen gewisser Giftstoffe aussetzt (Chloral, Chinin, Nikotin u. s. w.). Merkwürdiger Weise scheinen in solchen, die Eier dauernd schwächenden Lösungen die Spermatozoën keine sichtbare Beeinträchtigung ihrer Lebensfähigkeit zu erleiden; höchstens wird ihre Bewegungsfähigkeit zeitweilig gelähmt; aber in frisches Wasser gebracht, erwachen sie wieder zum Leben und sind im Stande, normale Eier normal zu befruchten. — Auch durch Wärme oder Kälte kann man die Eier lähmen und Polyspermie

hervorrufen; durch Kälte — wenn nicht allzu gross — werden die Spermatozoën nur zeitweilig geschädigt.[5])

Diese höchst interessanten Beobachtungen, welche man hauptsächlich den Untersuchungen von Fol, sowie von Oscar und Richard Hertwig verdankt, ergeben also das Resultat, dass bei vielen Thieren das Eindringen mehrerer Spermatozoën schädlich auf das Ei einwirkt, weil die Spermakerne alle im Eidotter lebensfähig bleiben und störend in den Verlauf der Entwicklungsvorgänge eingreifen, so dass keine normale Entwicklung zu Stande kommt. Deshalb scheidet die normale Eizelle gleich beim Eindringen des ersten Samenfadens die Befruchtungsmembran ab als eine Schutzvorrichtung gegen Ueberfruchtung; nur in pathologischen Fällen unterbleibt dies und es tritt Polyspermie ein. Uebrigens deuten gewisse Erfahrungen der neueren Zeit darauf hin, dass das völlig gesunde, befruchtete Ei, selbst wenn seiner Membran beraubt, eine abstossende Wirkung auf die Spermatozoën ausübt.

Die Ausscheidung der Befruchtungsmembran findet bei Weitem nicht bei allen thierischen Eiern statt. Wie ich vor langer Zeit schon hervorgehoben habe und Metschnikoff bestätigt hat, giebt es bei vielen Hydroiden Eier, die während ihrer ganzen Entwicklungsperiode vollkommen nackt sind und also bei der Befruchtung ganz normal keine Membran ausscheiden; auch bei Landmollusken (Arion, Limax) bleiben, nach den Untersuchungen von Mark und Platner, die Eier während ihrer Entwicklung gänzlich nackt. Bei den letztgenannten Thieren hat man denn auch beobachtet, dass mehrere Spermatozoën in das Ei eindringen können. Aber während bei den Echinodermen jeder Samenfaden, dem es gelingt in das Ei einzudringen, daselbst günstigen Nährboden findet und sich zum Spermakern umbildet, ist dies bei den Landschnecken nur ganz ausnahmsweise der Fall; wenn hier mehrere Spermatozoën sich einbohren, findet nur der erste die Bedingungen, um die Befruchtung zu vollenden: sich zum Spermakern (resp. Spermocentrum) auszubilden, dem Eikern entgegen zu wandern und sich ihm anzulegen; die übrigen Samenfäden entwickeln sich in dem Dotter gar nicht weiter, sondern werden von ihm resorbiert, ohne irgend eine Störung hervorzurufen. Weshalb es sich aber in dem einen Falle so, in dem

anderen Falle anders verhält, ist vorläufig nicht einzusehen; wir müssen uns auf die Mittheilung der Thatsache beschränken. — Auch bei Insekten dringen übrigens häufig mehrere Spermatozoën in das Ei, ohne dass dies einen schädlichen Einfluss hat.

Bei den grossen Wirbelthiereiern (bei Haien, Reptilien, vielleicht auch bei Vögeln) dringen normalerweise mehrere Spermatozoën in den Dotter ein („physiologische Polyspermie"). Nur eines derselben bringt die Befruchtung fertig, conjugiert mit dem Eikern und geht in die erste Furchungsspindel ein; die übrigen gehen aber nicht gleich zu Grunde, sondern ihre Köpfe bilden sich in Kerne (mit Centrosomen) um, welche zu besonderer Grösse heranwachsen und in den sich nicht furchenden Theil des Dotters hineinrücken; hier theilen sie sich lebhaft und bilden grosse, sog. Dotterkerne oder Merocytenkerne, die jedenfalls bei der Resorption des Dotters eine Rolle spielen. Später degenerieren sie und sollen (nach Rückert) zu Grunde gehen, ohne an dem Aufbau des Embryos direkten Antheil zu nehmen. In solchen Fällen scheinen aber, wie ersichtlich, die überzähligen Spermatozoën zeitweilig für die Ernährung des Embryos nützlich zu sein.[6])

Die Bedeutung des Befruchtungsprozesses für die Erhaltung der Arten beruht (ebenso wie die der Conjugation bei den Einzelligen) auf der durch sie hervorgerufenen Verjüngung der geschlechtlichen Elemente. Die Individuen nützen sich im Leben ab und altern; aber die Geschlechtszellen haben die Eigenschaft, durch Verbindung mit einer anderen Geschlechtszelle sich verjüngen und einen anderen, jugendlichen Organismus hervorbringen zu können. Die tieferen Ursachen dieser Thatsache sind uns freilich unbekannt.

E. van Beneden, dem man so grosse Fortschritte in der Erkenntniss der Befruchtung verdankt, hat seiner Zeit folgende Lehre über die Befruchtung aufgestellt: jede Zelle des Organismus ist ♂♀, auch die Mutterzellen der Spermatozoën und der Eier, die Spermatogonien und Ovogonien; erst durch die Reifungsvorgänge werden sie eingeschlechtlich, indem das Ei seine ♂ Substanz in der Form des Richtungskörperchens auswirft, während die männlichen Geschlechtszellen in ihren Residuen (Cytophor u. dergl.) ihre ♀ Substanz verlieren; demzufolge wären die Vorkerne im befruchteten Ei spezifisch

geschlechtlich, gegensätzlich ausgebildet. Eine solche Lehre ist aber heutzutage durchaus unhaltbar; alle Thatsachen drängen vielmehr zu dem Schluss, dass das Spermatozoon und das Ei nur wegen ihrer verschiedenen Aufgaben bei der Befruchtung so verschieden ausgebildet sind, dass aber die essentiellen Theile (Kerne und Centrosomen) gar nicht geschlechtlich gegensätzlich, nur individuell verschieden sind. Der jetzigen Theorie nach wäre man im Stande, aus einem Ei den Eikern zu entfernen und durch Einführung zweier Spermatozoën die Befruchtung auszuführen, oder statt des Spermatozoons einen fremden Eikern (mit Centrosoma) in das Ei einzuführen. Vielleicht werden sich solche Versuche an dem einen oder dem anderen Objekte ausführen lassen.

Es ist ja allgemeine Regel, dass ein Ei, welches seine Reife erlangt hat und dann nicht befruchtet wird, zu Grunde geht, ohne einen neuen Organismus hervorgebracht zu haben (in einigen Fällen kann ein solches Ei einen Furchungsprozess durchmachen, aber die Entwicklung sistiert dann). Doch giebt es Fälle, in welchen die Eier ganz entwicklungsfähig bleiben, selbst wenn keine Befruchtung eintritt; ja es kommt sogar vor, dass das Ausbleiben der Befruchtung zur Norm geworden ist. Eine solche Entwicklung des Eies ohne Befruchtung wird als Parthenogenese bezeichnet, und zwar unterscheidet man eine fakultative Parthenogenese, zufolge welcher dasselbe Ei befruchtet werden und sich auch unbefruchtet entwickeln kann, und eine gezwungene Parthenogenese, bei der das Ei gar nicht befruchtet werden kann (gewöhnlich weil in gewissen Generationen der betreffenden Arten gar keine Männchen auftreten). Das bekannteste Beispiel der ersteren Art bilden die Drohneneier bei den Bienen: während die Königin ein Ei in eine Königin- oder Arbeiterzelle legt, lässt sie aus ihrer Samentasche (receptaculum seminis) einen Samenfaden heraustreten, der das Ei befruchtet; legt sie aber ein Ei in eine Drohnenzelle, so unterlässt sie dies und die Eier bleiben unbefruchtet. Hier gehen also aus unbefruchteten Eiern die Männchen (Drohnen) hervor. Die nothwendige (gezwungene) Parthenogenese kommt sowohl bei Insekten, wie bei Krebs- und Räderthieren vor;

aus den parthenogenetischen Eiern entstehen hier bisweilen ganze Generationen von Weibchen, bisweilen sowohl von Männchen als Weibchen.

Die in neuerer Zeit genau untersuchten Reifungsvorgänge der parthenogenetischen Eier sind besonders interessant. Es scheint ein wesentlicher Unterschied in der Hinsicht zwischen den fakultativ- und den gezwungen-parthenogenetischen Eiern vorhanden zu sein, in der Art, dass die ersteren sich sozusagen darauf einrichten, befruchtet zu werden, während die letzteren sich umgekehrt auf das Ausbleiben der Befruchtung vorbereiten. Die ersteren schnüren in gewöhnlicher Weise zwei Richtungskörperchen ab (bei Schmetterlingen und Bienen) und sind darnach wohl ebenso reduziert wie gewöhnliche befruchtungsbedürftige Eier; ihnen muss also die Fähigkeit einer Selbstregulation, einer Selbstergänzung innewohnen. Die gezwungen-parthenogenetischen Eier dagegen richten sich von vornherein so ein, dass eine Ergänzung für die Entwicklung gar nicht nöthig ist: sie stossen nämlich nur ein Richtungskörperchen aus und der sich gleich nach diesem Vorgang konstituierende Eikern enthält also dieselbe Kernmasse, wie der Eikern + Samenkern des befruchteten Eies derselben Art.

Man hat die Richtigkeit der Beobachtungen über die Ausstossung der Richtungskörperchen an den fakultativ-parthenogenetischen Eiern oder wenigstens die Richtigkeit der Deutung dieser Beobachtungen in der neueren Zeit bezweifeln wollen und zwar aus theoretischen Gründen. Da indessen diese Untersuchungen von zwei ausgezeichneten Beobachtern (Blochmann und Platner) angestellt wurden und diese unabhängig von einander zu demselben Resultat gekommen sind, so liegen für diesen Zweifel keine genügenden Gründe vor. Nach der Ausstossung der beiden Richtungskörperchen enthält höchst wahrscheinlich das Ei nur die Hälfte der Chromatinmenge eines befruchteten Eies; es ist aber entschieden allzu dogmatisch, behaupten zu wollen, ein solches Ei sei nicht entwicklungsfähig. Wenn die Eimutterzelle die Fähigkeit hat, plötzlich einen ganz eigenartigen Weg der Chromosomenbildung und der Chromosomenreduktion (bei der Bildung der Richtungskörperchen) einzuschlagen, so ist nicht einzusehen, warum für das Ei nicht auch die Möglichkeit vorhanden sein sollte, sich zu ergänzen und wieder den

alten Weg der Chromosomenbildung aufzunehmen. Mit anderen Worten: man kann sich wohl vorstellen, dass der in den Ruhezustand eingetretene Eikern seinen Chromatingehalt (durch Assimilation und Wachsthum) auf das normale Mass erhöht und dass auch die für die Entwicklung passende Zahl von Chromosomen bei der Theilung entsteht, indem der ursprüngliche Chromatinfaden sich in eine Anzahl Chromosomen segmentirt, die doppelt so gross ist, als die bei der Entstehung der Richtungskörperchen vorhandene. Und überdies wäre es vielleicht gar nicht nöthig, dass dieser Vorgang gleich einträte. Die Versuche von O. und R. Hertwig, sowie von Boveri haben nachgewiesen, dass kernlose Eifragmente von Seeigeln durch ein Spermatozoon befruchtet werden konnten, und dass solche — die ja nur die halbe Menge Kernsubstanz enthalten — entwicklungsfähig sind, dass aus ihnen Zwerglarven entstehen können. Also wäre vielleicht Gleiches auch im Ei der Insekten möglich. Die genaueren Untersuchungen hierüber stehen aber noch aus.[7])

Bei einigen Thieren ist die Parthenogenese die Hauptfortpflanzungsweise geworden, sodass zahlreiche Generationen von parthenogenetische Eier legenden Weibchen nur zu einer gewissen Jahreszeit, gewöhnlich im Herbst, durch eine Generation von Männchen und Weibchen unterbrochen werden, die sich begatten und befruchtete Eier legen. So namentlich bei vielen Krebsthieren. Ja bei einzelnen Arten ist es überhaupt nicht gelungen, die Männchen zu finden und einige Verfasser meinen, solche Formen pflanzten sich ausschliesslich auf parthenogenetischem Wege fort. In Anbetracht der allgemeinen Verbreitung und der eminenten Bedeutung des Befruchtungsvorgangs muss aber in Bezug auf einen derartigen Schluss zur Vorsicht gemahnt werden. Vielleicht gelingt es doch durch fortgesetztes Nachsuchen auch bei solchen Thieren die Männchen aufzufinden.[8])

Anmerkungen

[1]) Unter den zahlreichen Werken und Abhandlungen über Befruchtung seien folgende hervorgehoben: O. Hertwig, Morphol. Jahrb. Bd. 1, 3, 4. — Fol, Recherches sur la fécondation, 1879 und Anat. Anzeig. Jahrg. 6. 1891. — E. L. Mark, Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College, Cambridge. Vol. 6. 1881. — E. v. Beneden, Arch. de biologie, Tom. 4. 1883 und Bull.

de l'academie de Belgique. Sér. 3, Tom. 14. 1887. — Boveri, Zellen-Studien. Heft 2—3. 1888—1890, sowie Art. Befruchtung in: Ergebnisse d. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 1. 1891. — Vejdovský, Entwicklungsgesch. Untersuchungen. Heft 1. 1888. — R. Fick, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56. 1892.

[2]) Von mehreren Seiten hat man die Existenz der Centrenquadrille überhaupt anzweifeln und jedenfalls die allgemeine Giltigkeit der Befunde Fol's bestreiten wollen. Was den ersten Punkt angeht, so ist zu bemerken, das Fol zu den besten und zuverlässigsten Beobachtern unserer Zeit gehörte. Und was den zweiten Punkt betrifft, so ist zunächst auf die Schwierigkeiten hinzuweisen, die vielfach mit der Auffindung der Centrosomen verbunden sind, wenn dieselben nicht von einer Strahlung umgeben sind; dann ist noch hervorzuheben, dass man auch im Pflanzenreich die Centrenquadrille, ganz den Vorgängen bei den Echinodermen entprechend, nachgewiesen hat. Dieses dürfte ein Hinweis sein, dass wir es hier mit einer allgemeinen Erscheinung zu thun hätten. Um dies jedoch zu erweisen, müssen noch viele Untersuchungen an verschiedenen Objekten angestellt werden. Vgl. auch die Bemerkungen von Häcker (Verhandl. d. deutschen zool. Gesellsch. 1894).

[3]) Nur von Platner (Arch. für mikr. Anat. Bd. 27) existiert eine entgegenstehende Beobachtung. Bei einer Landschnecke (Arion) soll nämlich der Spermakern eine viel geringere Anzahl Chromosomen liefern, als der Eikern.

[4]) Vergl. hierzu namentlich O. u. R. Hertwig, Untersuch. z. Morph. u. Phys. der Zelle. Heft 5—6. Jena 1887—90. — Die Natur veranlasst bisweilen selbst den Zustand der Ueberreife; wenn um die gewöhnlich mildere Jahreszeit, bei deren Beginn die Geschlechtsprodukte vieler Thiere reif zur Ablage sind, kaltes, stürmisches Wetter eintritt, so werden die Eier und Spermatozoën nicht abgelegt; die reifen Eier im Ovarium können dann überreif werden und nach Ablage und eingetretener Befruchtung eine abnorme Brut geben. So wenigstens nach O. Hertwig bei Seeigeln. — Bei Knochenfischen soll nach Morgan (Anat. Anz. 1893) schon eine Verspätung der Befruchtung um 10 Minuten (nach Entleerung der Eier) abnorme Entwicklung zur Folge haben.

[5]) Interessant sind auch die Thatsachen, welche über die Bedingungen der Bastardierung durch Untersuchungen an Seeigeln von O. u. R. Hertwig ermittelt wurden (Unters. z. Morph. u. Phys. d. Zelle. Heft 4. 1885). Zunächst hat sich erwiesen — was schon früher durch Pflüger und Born für Amphibieneier festgestellt worden war — dass die Möglichkeit der Bastardierung nicht ausschliesslich von dem Verwandschaftsgrade der betreffenden Thierarten abhängt; bisweilen misslingt sie zwischen zwei ganz nah verwandten, glückt aber zwischen ferner verwandten; auch ist in der Bastardierungsfähigkeit keine volle Gegenseitigkeit der Arten vorhanden: lässt sich das Ei einer Art mit Sperma einer anderen Art befruchten, so ist damit gar nicht die Möglichkeit des Umgekehrten gegeben, dass die Spermatozoën der ersteren Art die Eier der letzteren befruchten können. Die Versuche von O. und R. Hertwig ergaben

aber zugleich, dass Seeigeleier, wenn ganz frisch ganz lebensfrischen Thieren entnommen, nur ganz ausnahmsweise sich mit dem Samen einer anderen Art befruchten; sie nehmen nur die Spermatozoën der eigenen Art an, stossen die anderen Arten zurück. Bei beginnender Ueberreife jedoch, wenn die Eier 10—12 Stunden im Meerwasser gelegen haben, scheint das feine diagnostische Vermögen derselben verloren gegangen zu sein; sie nehmen nun auch die Spermatozoën gewisser verwandter Arten an und können sich nach solcher Befruchtung zu Bastardlarven entwickeln (bei stärkerer Ueberreife tritt Polyspermie ein). Hertwig bringen hiermit die Neigung der Hausthiere zur Bastardierung in Zusammenhang: indem die Domestikation eine Abschwächung der Individuen veranlasst, tritt wahrscheinlich auch eine Abschwächung der Geschlechtsprodukte (Eier) ein und darin dürfte die Ursache für die leichte Bastardierungsfähigkeit der Hausthiere zu suchen sein.

6) Vergl. Rückert, Anat. Anz. Jahrg. 6. 1891. — Oppel, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1891. — Die aus den überzähligen Spermakernen entstandenen Dotterkerne sind nach Rückert dadurch kenntlich, dass sie nur die halbe Chromosomenzahl von derjenigen der übrigen Kerne enthalten. Uebrigens entsteht ein Theil der Dotterkerne in anderer Weise (vergl. unten, Kap. VI).

7) Ueber die Reifung parthenogenetischer Eier vergl. Blochmann, Morphol. Jahrb. Bd. 12 u. 15. Die Thatsache der Einzahl der Richtungskörperchen bei Eiern, für welche Parthenogenese die nothwendige Entwicklungsweise ist, wurde von Blochmann entdeckt, ohne dass dieser Autor in die Trugschlüsse der naturphilosophischen Schule verfiel. — Vergl. ferner: Weismann und Ischikawa, Berichte der naturf. Gesellsch. Freiburg i. Br. Bd. 3. 1887 und Zool. Jahrb. Bd. 3 (Abtheil. f. Anat. u. Ontog.) 1888. — Platner, Biol. Centralbl. Bd. 8. 1888. — Brauer, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894. — Lameere, Études sur la reproduction I. 1890. — Nach Brauer bildet sich bei Artemia in einigen Fällen die zweite Richtungsspindel aus; das zweite Richtungskörperchen wird aber nicht ausgestossen und verhält sich wie der Spermakern, geht in die Furchungsspindel ein (bei anderen Eiern desselben Thieres konstituiert sich gleich nach Bildung des ersten Richtungskörperchens der Eikern als Furchungskern). Aehnliche Beobachtungen hat O. Hertwig an Seesternen gemacht.

8) Von vielen Forschern wird angenommen, dass nur der Kern oder das Chromatin bei der Uebertragung erblicher Eigenschaften thätig sei. Die Begründung einer solchen Lehre ist eine schwache. Da Verf. sich mit der Kritik derselben zweimal befasst hat (Zool. Anz. 1892 und Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe 1894), so sei hier nur darauf verwiesen. Die Richtigkeit der von Flemming und von mir gemachten Einwände gegen die genannte Lehre wird wohl bald allgemein zugegeben werden.

IV

Kurzer Abriss der Geschichte der Lehre von der Befruchtung

Die Lehre von der Befruchtung und den sich daran knüpfenden Vorgängen (Bildung der Spermatozoën, Reifung der Eier) hat sich erst in den letzten zwanzig Jahren ausgebildet; vor dieser Zeit wusste man sehr wenig davon und es herrschte damals ein grosser Widerstreit der Meinungen. Es soll hier nur auf die allerwesentlichsten Momente des Entwicklungsganges der Befruchtungslehre hingewiesen werden.

Seit den ältesten Zeiten der Menschheit sind die Eier einiger Thiere wegen ihrer Grösse und praktischen Verwendbarkeit gut bekannt; die kleinen Eier vieler Typen aber blieben bis in unser Jahrhundert hinein unbekannt; beispielsweise hielt man bis zum Jahre 1827 die Graaf'schen Follikel für die Eier der Säugethiere, während das wirkliche, im Innern des Follikels liegende Ei erst im genannten Jahre von K. E. v. Baer entdeckt wurde. Schon viel früher (1719) waren die Spermatozoën entdeckt worden, zunächst beim Menschen von dem Studenten der Medizin Hamm, der dem berühmten Leeuwenhoek, dem Entdecker der Infusionsthiere seinen Befund mittheilte, worauf dieser das konstante Vorkommen von Spermatozoën im Samen männlicher Thiere nachwies. Während nun einige ältere Verfasser den Spermatozoën eine wichtige Rolle bei der Befruchtung zuschrieben, wurden sie von Anderen als mehr unwesentlich betrachtet; ja Viele sahen sie als selbstständige Thiere, als Parasiten im Samen an und reihten sie dem zoologischen System als eigene Gruppe ein; meistens wurden sie mit den Cercarien verglichen. Spallanzani hatte schon auf experimentellem Wege die Noth-

wendigkeit des Samens für die Befruchtung nachgewiesen, sah aber in der Samenflüssigkeit und nicht in den Spermatozoën das bei der Befruchtung thätige Element, trotzdem einige seiner Versuche sich am besten anders auslegen liessen.

Nach und nach wurde jedoch eingesehen, dass die Spermatozoën wichtige und wesentliche Bestandtheile des Samens sind; so zeigten Prévost und Dumas (1824) dass der Samen seine befruchtende Eigenschaft verliert, sobald die Spermatozoën getödtet werden und Dumas behauptete ein Eindringen der Spermatozoën in das Ei. Die Lehre von der parasitären Natur der Spermatozoën wurde endlich von Kölliker endgiltig widerlegt, indem er zeigte (1841), dass die Spermatozoën im männlichen Körper durch Zellbildungsvorgänge entstehen, welche mit den gewöhnlichen Zellbildungsvorgängen Uebereinstimmung zeigen, und dass bei verschiedenen Thieren keine Samenflüssigkeit vorhanden ist, der Samen also nur aus Spermatozoën besteht.

Nachdem Dumas das Eindringen der Spermatozoën in das Ei bestimmt behauptet hatte, wurde derselbe Vorgang in der folgenden Periode von mehreren Autoren an verschiedenen Objekten beschrieben — so von Barry (1843) am Kaninchenei, von Keber (1853) am Ei der Malermuschel und von Meissner (1855) am Ascarisei — aber diese Beobachtungen fanden seitens der meisten damaligen Forscher Widerspruch und die von Bischoff (1847) aufgestellte Lehre von der Befruchtung, die sog. Contacttheorie, nach welcher die Einwirkung des Spermatozoons auf das Ei nur auf Berührung (Contact) und nicht auf Vermischung beider Theile beruhe, erfreute sich eine Zeit lang allgemeiner Anerkennung; zuletzt (1854) bestätigte jedoch Bischoff selbst das Eindringen der Spermatozoën in die Eier von Fröschen und Kaninchen.

Auf diesem Standpunkt blieben nun die Kentnisse über den Befruchtungsvorgang etwa 20 Jahre stehen, ohne einen wesentlichen Schritt vorwärts zu kommen. Dann, etwa um das Jahr 1875, erschienen in rascher Folge eine Anzahl bedeutungsvoller Arbeiten, durch welche nach mehreren Seiten hin die Kenntnisse schnell und wesentlich erweitert wurden, sodass die Lehre von der Befruchtung auf einer ganz neuen Grundlage aufgebaut werden konnte. Zunächst

sind hier die ausgezeichneten Beobachtungen Auerbach's zu erwähnen (1874); dieser Forscher verfolgte bei Ascaris nigrovenosa mit einer ausserordentlichen Beobachtungsschärfe die Wanderungen der beiden Vorkerne gegen einander und das Aufgehen derselben in der ersten Furchungskerntheilungsfigur. Diese Vorgänge wurden von Auerbach in trefflichen Bildern dargestellt, jedoch gelang es ihm nicht, das volle Verständniss der von ihm beobachteten Vorgänge zu gewinnen. Aber schon im folgenden Jahre (1875) sahen zwei Forscher, Oscar Hertwig und E. van Beneden, der Erstere im Seeigelei, der Andere im Kaninchenei, die beiden Vorkerne und ihre Wanderung gegen einander und deuteten sie insoferne unabhängig von einander (übereinstimmend und richtig), als sie den einen derselben als dem Ei selbst angehörig (den Eikern) und den anderen als ein Derivat des eingedrungenen Spermatozoons (den Spermakern) betrachteten. Jedoch verfiel O. Hertwig in den Fehler den Eikern aus dem Keimfleck (Kernkörperchen des Keimbläschens) entstehen zu lassen; auch van Beneden hatte die den Eikern zu Stande bringenden Reifungsvorgänge nicht verstanden.

Die Kenntniss der Reifungsvorgänge des Eies wurde etwa gleichzeitig (1875 bis 1876) von Bütschli wesentlich gefördert. Zwar hatte man schon lange die Richtungskörperchen gekannt — C. G. Carus hatte sie schon 1824 bei Lymnaeus entdeckt und sie waren seitdem bei vielen anderen Thierformen konstatiert worden — aber die Vorgänge bei ihrer Bildung waren bis dahin unbekannt geblieben. Bütschli zeigte nun, dass bei der Bildung der Richtungskörperchen das Keimbläschen an die Oberfläche rückt und sich in eine Theilungsfigur (Kernspindel) umbildet; allerdings verfiel er dabei auf die unrichtige Behauptung, das ganze Keimbläschen werde ausgestossen.

Fast gleichzeitig mit der Arbeit Bütschli's erschien die vorläufige Mittheilung über die ausgezeichneten Untersuchungen Fol's (1876), der ein paar Jahre später (1879) sein grösseres Werk über die Befruchtung folgte. Hier wurden zum ersten Male die wesentlichsten Vorgänge bei der Befruchtung richtig und in ziemlicher Vollständigkeit dargestellt. Fol hatte die Bildung der Richtungskörperchen verfolgt und konstatierte, dass der Eikern aus dem inneren Theil der Theilungsfigur hervorgeht und nichts mit dem Keimfleck

zu thun hat. Er war es ferner, der das Eindringen des Spermatozoons in das Ei zum ersten Male ganz genau beobachtete; er entdeckte den Empfängnisshügel und die Abscheidung des Befruchtungshäutchens und verfolgte die Umbildung des Spermatozoënkopfes in den Spermakern. Die Resultate seiner Untersuchungen wurden bald von O. Hertwig, Flemming, Selenka u. A. bestätigt.

Somit bezeichnen die Jahre 1875—76 einen mächtigen Fortschritt in der Befruchtungslehre und zwar knüpfen sich die wichtigsten Entdeckungen an die vier Namen: O. Hertwig, van Beneden, Bütschli, Fol. Das Eindringen der Spermatozoën in das Ei war festgestellt; die Reifungsvorgänge (Bildung der Richtungskörperchen und des Eikerns) waren aufgeklärt und man hatte die zwei sich einander entgegen wandernden Vorkerne beobachtet, die man damals eine vollkommene Verschmelzung vor der Furchung eingehen liess.

Eine weitere Entwicklung der Befruchtungslehre war dann erst möglich, nachdem die Kenntnisse über den Bau und die Theilung der Zelle durch die umfassenden Forschungen Flemming's wesentlich gefördert worden waren und zwar bezeichnet das Jahr 1883 eine neue Epoche in der Geschichte der Befruchtungslehre; es erschienen in diesem Jahre die berühmten Untersuchungen van Beneden's. Van Beneden hatte das seit seiner Zeit klassisch gewordene Ei von Ascaris megalocephala zum Gegenstand seiner Studien gemacht und hatte hier die intimeren Vorgänge bei der Befruchtung festgestellt: er zeigte, dass die Verschmelzung der Vorkerne meistens unterbleibt und jedenfalls ein unwesentlicher Vorgang ist und dass jeder Vorkern seine Chromosomen gesondert ausbildet, sodass in die erste Furchungsspindel eine gleiche Anzahl väterlicher und mütterlicher Chromosomen eingehen; nicht weniger bedeutungsvoll war die spätere (1887) Entdeckung van Beneden's, dass die Attraktionssphären und die Centralkörper (Centrosomen) bleibende Organe der Furchungszellen sind, sowie seine Analyse der Mechanik des Zelltheilungsvorgangs. Auch Boveri und Vejdovský hatten übrigens unabhängig von ihm die grosse Bedeutung der Attraktionssphären erkannt.

Als wesentliche Fortschritte der Befruchtungslehre in der neuesten Zeit müssen noch die Entdeckungen über die Uebereinstimmung der

Spermatocytentheilungen mit den Reifungsvorgängen des Eies (Ausstossung der Richtungskörperchen) genannt werden; diese Entdeckungen knüpfen sich namentlich an die Namen Platner, O. Hertwig und Brauer; ferner über die Reifungsvorgänge der parthenogenetischen Eier (Blochmann, Platner u. A.); endlich über die Centrenquadrille bei der Befruchtung, welche 1891 von Fol entdeckt wurde. Eine neue Richtung der Befruchtungslehre wurde auch in dem letzten Jahrzehnt durch die experimentellen Untersuchungen, namentlich nach dem Vorgehen von O. u. R. Hertwig, über Bedingungen der Ueberfruchtung und der normalen Befruchtung, über Bastardbefruchtung u. s. w. eingeleitet. Diese Richtung verspricht sehr fruchtbringend zu werden.

Die intimeren Vorgänge bei der Befruchtung oder Conjugation einzelliger Wesen (Infusorien) waren schon 1861 zum grossen Theil mit grosser Genauigkeit von Balbiani beobachtet worden; doch erlaubten die damals allgemeine Auffassung des Infusorien-Organismus, sowie die dürftigen Kenntnisse vom Bau und von der Theilung der Zelle keine richtige Deutung dieser Beobachtungen. Eine richtige Auslegung dieser Verhältnisse wurde erst durch die etwa gleichzeitig (1875) erschienenen und unabhängig von einander angestellten Untersuchungen Bütschli's und Engelmann's ermöglicht. Später haben auch von einander unabhängige Arbeiten von Maupas und R. Hertwig die Uebereinstimmung der wesentlichsten Vorgänge bei der Conjugation mit den Vorgängen bei der Reifung und der Befruchtung des Eies genauer dargelegt und hat ausserdem Maupas durch seine ausgezeichneten experimentellen Untersuchungen über Vermehrung und Conjugation ein ungeahntes Licht über mehrere Gebiete der Lehre von der Fortpflanzung geworfen.

Zweites Buch

Die allgemeinen Entwicklungs-erscheinungen im Thierreich

V

Die erste Entwicklung des Eies nach der Befruchtung (Furchungsprozess) — Die Furchungstypen in ihrer Beziehung zum Bautypus des reifen Eies (Menge und Vertheilung des Nahrungsdotters) — Totale Furchung — Blastula, Morula, Plakula

Fast immer[1]) spielen sich gleich nach der Befruchtung die ersten Entwicklungsvorgänge ab, welche zur Bildung des Embryos führen. Diese Vorgänge sind für alle thierischen Eier principiell die gleichen und bestehen einfach in einer Anzahl gewöhnlich schnell aufeinander folgender Zelltheilungen oder wenigstens Kerntheilungen mit nachträglicher Sonderung in Zellen. Die spätere Differenzierung in Gewebe und Organe wird durch eine Theilung der Eizelle in kleinere Stücke, in gleichartige oder mehr oder weniger ungleichartige Zellen vorbereitet. Dieser wichtige Vorgang, auf welchen schon in den vorhergehenden Abschnitten mehrmals verwiesen werden musste, wird als Furchung des Eies bezeichnet.

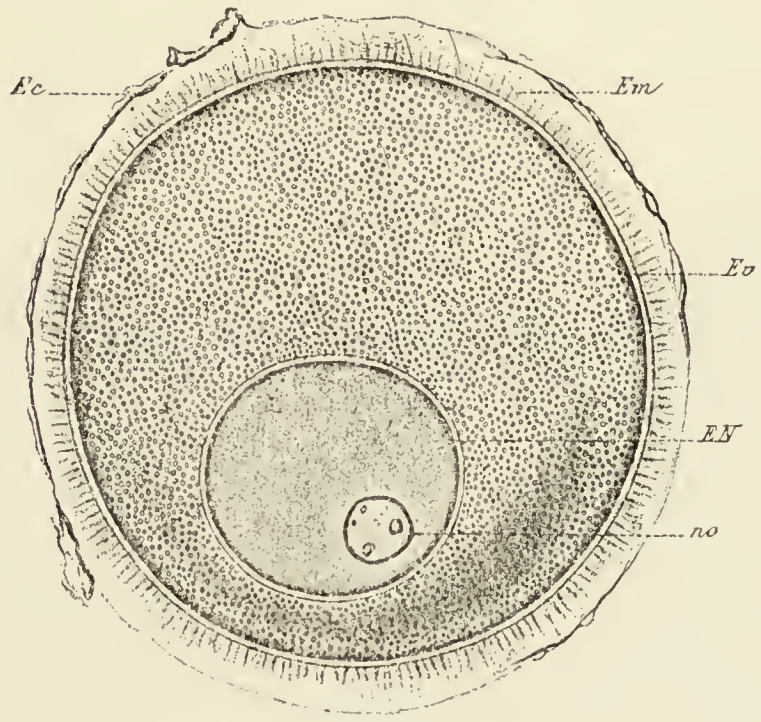
Die Furchung ist, wie schon gesagt, ein bei allen Metazoën ohne Ausnahme stattfindender Vorgang; jedoch zeigt er bei verschiedenen Formen eine sehr verschiedene Physiognomie, und es lässt sich ganz durchgängig ein Zusammenhang zwischen dem Modus der Furchung und dem Bau des reifen Eies nachweisen, namentlich in Bezug auf die Menge und die Anordnung des Nahrungsdotters im Ei. Bevor wir desshalb zur näheren Betrachtung der verschiedenen Furchungstypen übergehen, muss zunächst die Beschaffenheit und die Vertheilung des Nahrungsdotters in Eiern verschiedener Typen näher erörtert werden.

Das ganz junge und noch kleine Ei hat im Allgemeinen ein ähnliches Protoplasma wie andere jugendliche Zellen, ist also nicht durch besonders massenhafte Einlagerungen oder Einlagerungen von besonderer Grösse ausgezeichnet: es besteht nur aus Bildungsdotter. Beim Wachsthum des Eies aber erfolgt die Bildung der passiven, ausschliesslich der Ernährung dienenden Substanzen, des Nahrungsdotters, in der Weise, dass (wenigstens gewöhnlich) flüssige Nahrungsstoffe in das Ei eintreten und durch die Thätigkeit der Eizelle selbst in geformte Gebilde umgewandelt werden, welche sich im Protoplasma ablagern. Dabei spielt der Kern, das Keimbläschen, eine sehr thätige Rolle: die geformten Theile werden zuerst in der nächsten Umgebung desselben ausgeschieden und dann von hier weiter nach aussen befördert[2]). Die Ablagerung des Nahrungsdotters findet in den allermeisten Fällen schon im Ovarium statt; bei vielen Anneliden sind aber die Eier noch sehr klein, wenn sie in die Leibeshöhle fallen und erst hier erfolgt die Bildung des Dotters. In den allermeisten Fällen besteht der Nahrungsdotter aus einer ungeheuer grossen Anzahl sehr kleiner Körnchen, Kügelchen, Säulchen oder Plättchen, die sich aus Eiweissstoffen oder aus Gemischen von Eiweissstoffen und Fetten zusammensetzen; nur ausnahmsweise (wie im Ei der Knochenfische) bildet der Nahrungsdotter eine grosse homogene Eiweissmasse, in welche ein ansehnlicher Oeltropfen eingelagert sein kann. Wieder in anderen Fällen (bei den Rippenquallen und bei einigen Medusen) scheint der Nahrungsdotter von flüssiger oder gallertiger Beschaffenheit zu sein; er besteht aus einer klaren, homogenen Substanz und füllt die Hohlräume aus, welche im netz- oder wabenförmigen Bildungsdotter vorhanden sind.

Was nun die Vertheilung des Nahrungsdotters betrifft, so ist in den einfachsten Fällen aktive und passive Substanz, Bildungsdotter und Nahrungsdotter überall im ganzen Ei gleichmässig vermischt; dann ist gewöhnlich eine nur ganz sparsame Menge Nahrungsstoff vorhanden. Es ist dies der Fall bei den meisten Seesternen (Fig. 29) und Seeigeln, sowie bei vielen Medusen; in einzelnen Fällen können sich doch auch ansehnlichere Mengen Nahrungsstoff in gleichmässiger Vertheilung durch das ganze Ei finden, so z. B. beim Süsswasserpolyp (Hydra) und bei einem der in den nordischen

Meeren häufigsten Schnurwürmer (Lineus gesserensis). Aber dies ist seltener; meistens zeigen sich in Fällen, wo der Nahrungsdotter in reichlicher Menge vorhanden ist, in Bezug auf Vertheilung desselben Verschiedenheiten zwischen den verschiedenen Regionen des Eies: eine Region ist reicher, eine andere ärmer an Nahrungsdotter. Als das zunächst liegende Beispiel einer der allerhäufigsten Typen der Vertheilung können die Eier unserer gewöhnlichen Frösche angeführt werden. Jeder, der sich Froscheier ansieht, wird bald bemerken, dass dieselben zwei gänzlich verschieden gefärbte Pole haben: einen schwarzen und einen weissen, und dass ein wesentlicher

Fig. 29.

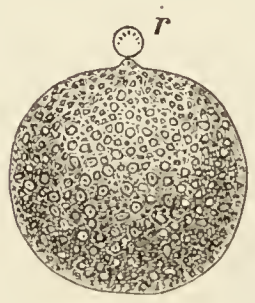


Ei von Asterias glacialis nach Fol (Recherches sur la fécondation). EN Grenzschicht des Keimbläschens, no Keimfleck, Ec Reste des Follikelepithels, Em Chorion, Ev Dotterhaut.

stofflicher Unterschied zwischen diesen besteht, geht nicht nur aus der Farbenverschiedenheit, sondern auch aus folgendem Umstande hervor: der weisse Pol ist immer nach unten, der schwarze nach oben gekehrt, weil jener schwerer ist; dreht man das befruchtete Ei in seiner Schleimhülle um, so dass der schwarze Pol nach unten sieht, wird es sich doch, sobald man es loslässt, schnell wieder umdrehen und sich von Neuem mit dem weissen Pol nach unten einstellen (auch findet, wenn man das Ei länger an der Schleimhülle in der umgekehrten Lage festhält, eine Rotierung, ein Gleiten der Eizelle innerhalb der Hülle statt, sodass es sich, wenn auch lang-

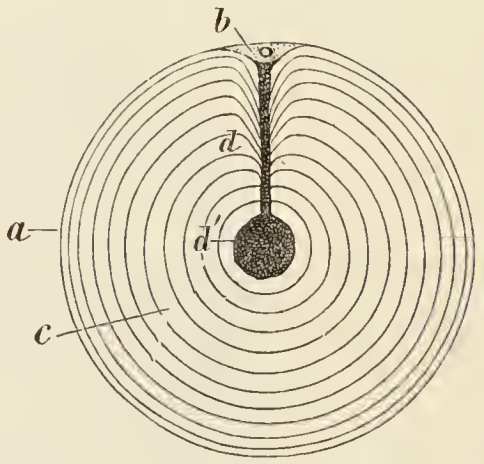
samer, wieder richtig stellt). Merkwürdigerweise dreht sich das unbefruchtete Ei viel, viel langsamer um. Der weisse Pol (häufig auch der „vegetative“ genannt) ist nun eben viel reicher an Nahrungsdotter — der hier aus kleinen Plättchen besteht — und ärmer an Bildungsdotter, als der schwarze („animale“) Pol; das an diesem sich vorfindende Pigment fehlt dagegen am vegetativen Pol. Eine derartige Vertheilung des Nahrungsdotters ist, wie gesagt, ausserordentlich häufig; namentlich bei vielen Schnecken (Fig. 30) und Würmern, sowie beim Neunaugen finden sich ganz ähnliche Verhältnisse; in Fig. 30 sieht man, wie die Kügelchen, aus welchen

Fig. 30.



Telolecithales Ei von Planorbis nach C. Rabl (Morphol. Jahrb. Bd. 5). r Richtungskörperchen.

Fig. 31.



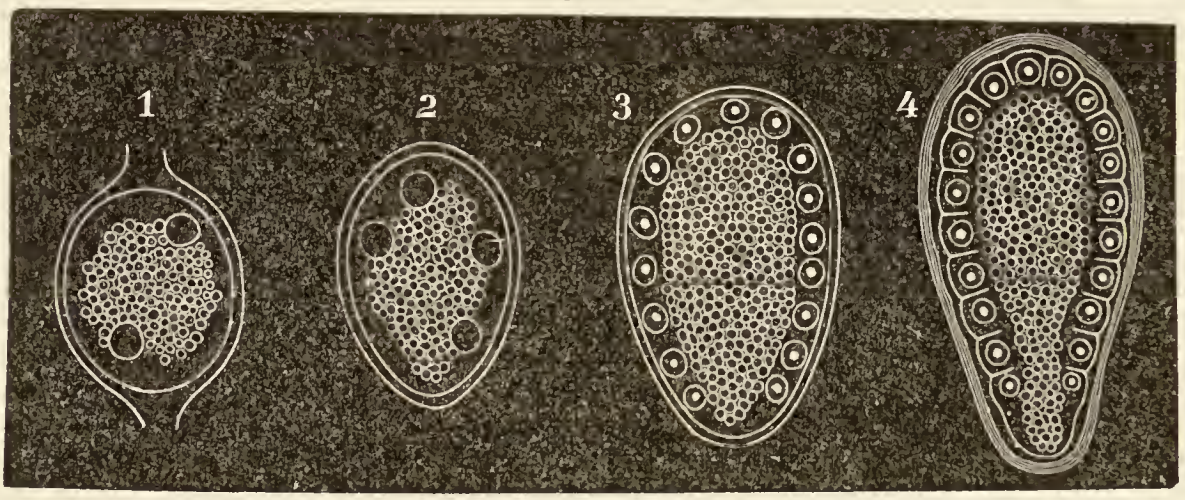
Schema des Hühnereidotters (Durchschnitt) nach Kölliker (Entwicklungsgeschichte). a Dotterhaut, b Bildungsdotter mit dem Keimbläschen, c gelber Dotter, d weisser Dotter mit der Erweiterung d'.

der Nahrungsdotter besteht, am unteren Pol zahlreicher und grösser sind. Principiell dieselbe Anordnung treffen wir auch in dem Eidotter der Vögel: nur ist hier die Region des Nahrungsdotters zu einer ganz kolossalen Grösse im Verhältniss zur Region des Bildungsdotters, der Keimscheibe (Discus proligerus) angewachsen, welche letztere auch hier, weil der leichtere Theil, immer nach oben gekehrt ist. Ausserdem findet sich im Vogelei noch eine weitere Differenzierung des Nahrungsdotters selbst, indem zwei verschieden gefärbte Modifikationen desselben unterschieden werden können: der weisse und der gelbe Dotter (Fig. 31). Der weisse Dotter liegt mit seiner Hauptmasse unterhalb der Keimscheibe; von hier erstreckt sich ein Strang weisser Dottersubstanz bis an das Centrum des Eies, wo

er eine kugelförmige Erweiterung bildet. Der gelbe Dotter ist weit mächtiger entwickelt und in ziemlich dicken concentrischen Schichten angeordnet, welche durch zahlreiche feine, dünne Schichten weissen Dotters von einander getrennt sind; ganz nach aussen findet sich ebenfalls noch eine feine Schicht weissen Dotters. Sowohl der gelbe, wie der weisse Dotter bestehen übrigens aus ganz kleinen, aus Eiweiss- und Fettsubstanzen gebildeten Kügelchen; doch sind diejenigen des weissen Dotters etwas verschieden von jenen des gelben.

In den bisher betrachteten Fällen war in Bezug auf die Vertheilung des Nahrungsdotters in den Eiern ein polarer Gegensatz vorhanden. Aber es giebt auch Eier, bei welchen die Anordnung eine ganz andere ist: wo gar kein polarer Gegensatz, sondern dagegen concentrische Differenzierungen auftreten (im Hühnerei gab es ja neben dem polaren Gegensatz auch concentrische Differenzierungen; letztere spielen aber in Bezug auf den Modus, nach welchem die

Fig. 32.

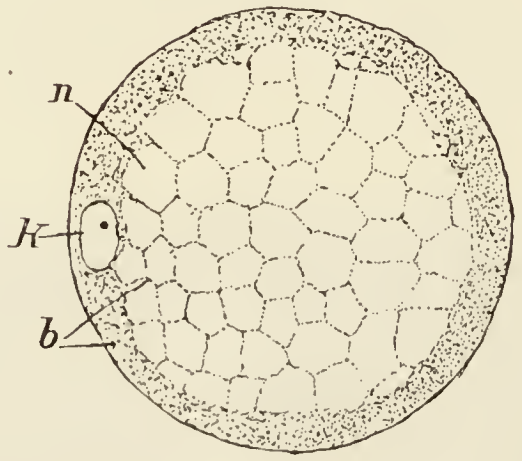


Vier Furchungsstadien des Eies einer Blattlaus nach Metschnikoff aus Balfour's Handb. d. vergl. Embryologie.

Entwickelung hier verläuft, keine Rolle). Als Beispiel von concentrischer Anordnung der Bildungs- und Nahrungsdotterregionen können zunächst die Eier der Insekten und vieler Crustaceen angeführt werden: die dünnere peripherische Schicht besteht hauptsächlich aus Bildungsdotter, während der aus zahlreichen kleinen Kügelchen zusammengesetzte Nahrungsdotter in der gewöhnlich weit voluminöseren centralen Parthie des Eies angehäuft ist (Fig. 32). Nach Bildung der Richtungskörperchen verbleibt der Kern entweder in der äusseren Bildungsdotterschicht (Fig. 32; das reife Ei ist der

Fig 32, 1 ganz ähnlich, bloss ist nur ein Kern vorhanden), oder er wandert, begleitet von einer geringen Menge Bildungsdotter, von der Peripherie ins Innere; letzteres ist häufiger. Im ersteren Falle geht die Furchung (Theilung des Kerns) auch in der peripherischen Schicht vor sich; im zweiten Falle mitten im Nahrungsdotter. Dieses ist auch der Fall bei den Spinnen; hier bildet der Nahrungsdotter oft zahlreiche Säulchen, welche vom Centrum gegen die Peripherie, wo sich eine Schicht Bildungsdotter findet, ausstrahlen; der ganz im Centrum gelegene Theil des Eies besteht jedoch aus Bildungsdotter und enthält den Kern. Die Furchung solcher Eier werden wir später genauer besprechen. — Auch in den vorhin

Fig. 33.



Eizelle von Lampetia Pancerina, einer Rippenqualle nach Chun (Die Ctenophoren des Golfes von Neapel). k Kern (Keimbläschen), b Bildungsdotter, n Nahrungsdotter (die Eihaut ist weggelassen).

erwähnten Fällen, wo der Nahrungsdotter aus einer flüssigen oder gallertigen, Vakuolen im Bildungsdotter ausfüllenden Substanz besteht, ist eine concentrische Differenzierung vorhanden; ganz aussen findet sich eine ansehnliche, dichte Schicht Bildungsdotter (Fig. 33).

Man hat zum Zweck der Unterscheidung der verschiedenen Typen des Baues des Eies und der Vertheilung des Nahrungsdotters kurze, einfache Bezeichnungen eingeführt, die in der folgenden Darstellung benützt werden müssen. Eier, in welchen keine besonders ausgebildete Nahrungsdotterregion vorhanden ist, werden alecithal genannt (selbst wenn ein ordentlich entwickelter, aber gleichmässig vertheilter Nahrungsdotter vorhanden ist). Eier, in welchen in Bezug auf die Vertheilung des Nahrungsdotters ein polarer Gegensatz herrscht, werden als telolecithal bezeichnet und Eier, deren

Nahrungsdotter in dem centralen Theil angehäuft ist, werden centrolecithal genannt (ob nun der Kern in der äusseren Bildungsdotterschicht oder im Inneren liegt). Es ist immer für das Studium der ersten Entwicklungsvorgänge von grösster Bedeutung, mit dem Bau des Eies gut vertraut zu sein, da derselbe jene Vorgänge stark beeinflusst.

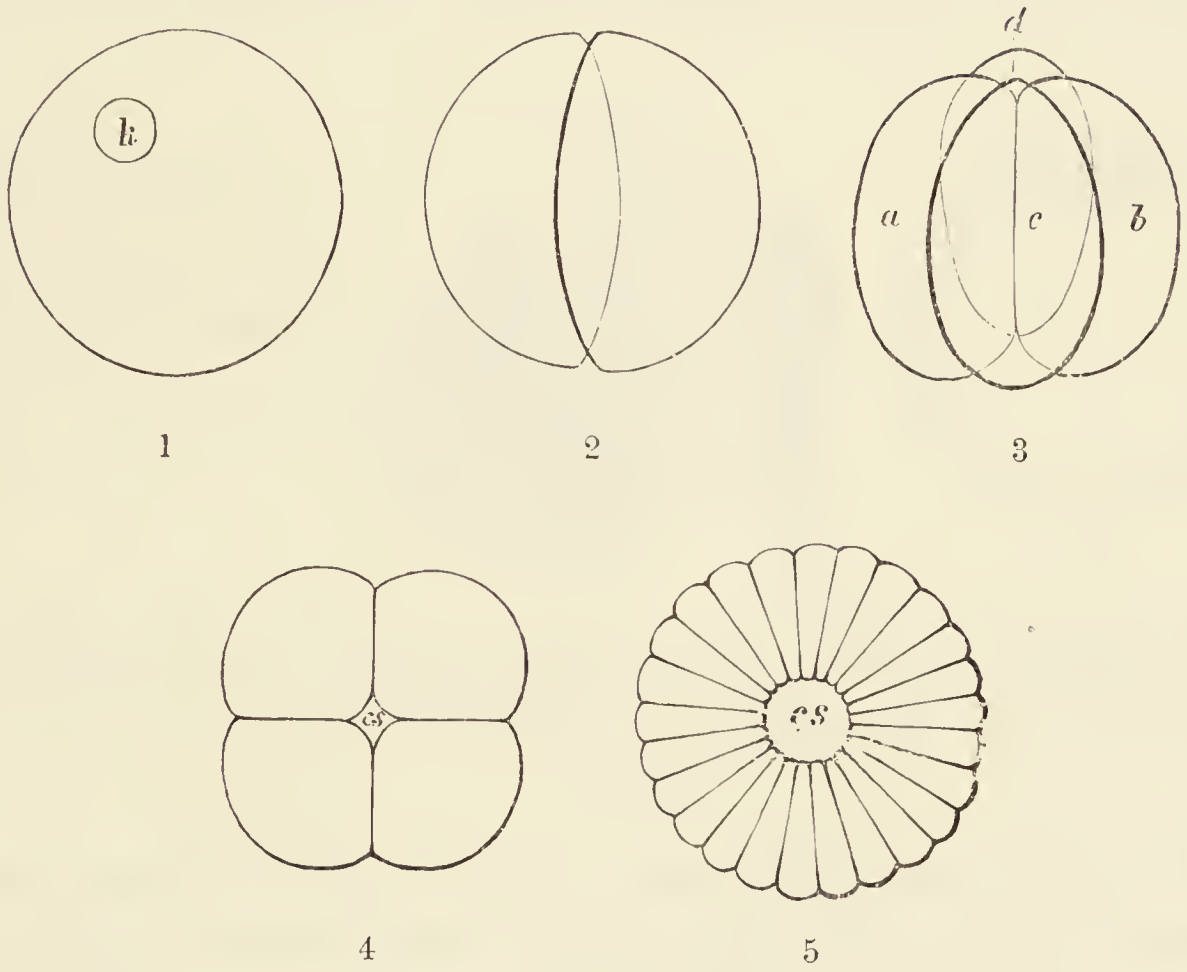
Nachdem wir die verschiedenen Haupttypen der thierischen Eier erörtert haben, müssen wir nun die verschiedenen Typen der ersten Entwicklungsvorgänge, vor der Hand des Furchungsprozesses betrachten. Zunächst unterscheidet man zwei Hauptformen der Furchung, von welche jede wiederum in verschiedene Unterformen zerfällt: die totale und die partielle Furchung; Eier, welche einen totalen Furchungsprozess durchmachen, werden als holoblastische bezeichnet; solche dagegen mit partieller Furchung heissen meroblastische. Wie schon der Name angiebt, wird durch die totale Furchung die ganze Eizelle in kleinere Zellen getheilt: die an der Oberfläche auftretenden Furchen schneiden — meistens gleich nach den Kerntheilungen, seltener erst nachträglich — durch bis an die innersten Theile des Eies und erstrecken sich um den ganzen Umfang desselben. Bei der partiellen Furchung dagegen erreichen die oberflächlichen Furchen nicht den ganzen Inhalt, bisweilen auch nicht den ganzen Umfang der Eizelle, es furcht sich somit wohl immer nur ein kleinerer Theil derselben ab, während der übrige (grössere) Theil sich während der Furchung ganz passiv verhält. Im Allgemeinen darf gesagt werden, dass nur reichlich mit Nahrungsdotter ausgestattete Eier die partielle Furchung durchmachen und es ist in solchen Fällen immer die Region des Bildungsdotters, welche sich furcht, während die Region des Nahrungsdotters sich wie eine träge, unthätige Masse verhält. Dagegen darf nicht umgekehrt behauptet werden, dass alle sich durch einen totalen Furchungsmodus entwickelnden Eier besonders gering mit Nahrungsdotter ausgestattet sind; in dieser Hinsicht genügt es vorläufig, auf das Froschei hinzuweisen: dieses ist sehr reichlich mit Nahrungsdotter versehen und macht doch eine totale Furchung durch. Auf die absolute Grösse des Eies, auf die absolute Quantität des Nahrungsdotters kommt es dabei nicht an; denn das Froschei ist

z. B. viel grösser und enthält jedenfalls eine absolut grössere Quantität Nahrungsdotter, als viele kleine Knochenfischeier und doch weisen diese partielle Furchung auf. Die Thatsachen lassen sich wohl am besten so deuten, dass das relative Verhältniss der Menge des Bildungs- und Nahrungsdotters — vielleicht auch die Weise, auf welche sie gemicht sind — den Modus des Furchungsprozesses bestimmt: ist so viel Bildungsdotter in der befruchteten Eizelle vorhanden, dass er dieselbe ganz beherrschen und zerlegen kann, so wird die Furchung total; überwiegt dagegen der Nahrungsdotter zu sehr, so kann der Bildungsdotter nicht seine Macht über den ganzen Umfang der Zelle ausüben und es tritt partielle Furchung ein.

Um nun den Furchungsprozess und die einzelnen Modi desselben recht klarzulegen, müssen einige Beispiele vorgeführt werden, und es ist dabei am natürlichsten mit der totalen Furchung, mit den holoblastischen Eiern und besonders mit solchen anzufangen, in welchen der Nahrungsdotter ganz gleichmässig vertheilt ist; diese (alecithalen) Eier bieten nämlich die allereinfachsten, leichtverständlichsten Verhältnisse dar. In Fig. 34, 1—5 sind eine Anzahl Stadien der Furchung des schon oben erwähnten Schnurwurms (Lineus gesserensis) dargestellt. In 1 sieht man das frisch abgelegte Ei mit seinem Keimbläschen (k); in 2 hat es sich in zwei Zellen getheilt; in 3 sind durch Theilung derselben vier Zellen entstanden. Die zwei ersten Furchen, durch welche diese Furchungszellen oder Furchungskugeln gebildet werden, sind, wie leicht ersichtlich, senkrecht zu einander gestellt. Das nächste Stadium ist in Fig. 34, 4 abgebildet, welche in derselben Weise wie die vorhergehenden Figuren orientiert ist. Jede der vier Zellen hat sich, wie man sieht, durch eine senkrecht zu den beiden ersten stehende Furche in zwei Zellen getheilt; es sind also acht Furchungskugeln vorhanden, von welchen jedoch in der Figur (die einen optischen Durchschnitt darstellt) nur vier sichtbar sind. Die drei ersten Furchen verlaufen also genau senkrecht zu einander; würde man die zwei ersten als Meridionalfurchen bezeichnen, wäre die dritte eine Aequatorialfurche. In Fig. 34, 4 bemerkt man zugleich, dass die Zellen am Centrum nicht dicht an einander stossen, sondern dass sich hier ein kleiner Hohlraum befindet (cs). Die acht Furchungskugeln theilen sich nun

weiter, jede in zweie, so dass ein Stadium von 16 Zellen entsteht; diese theilen sich weiter in 32, 64 u. s. w. und als endliches Resultat dieser Furchung entsteht die ausserordentlich einfache Embryonalform, deren schon bei einer früheren Gelegenheit Erwähnung geschah: die Blastosphaera oder Blastula, bestehend aus einer einfachen Zellschicht (dem Blastoderm oder der primären Keimhaut), die einen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum umgiebt (vergl. 34, 5). Während nämlich die Furchung weiter fortschreitet, weichen die Zellen am Centrum immer weiter auseinander,

Fig. 34, 1—5.



1 2 3

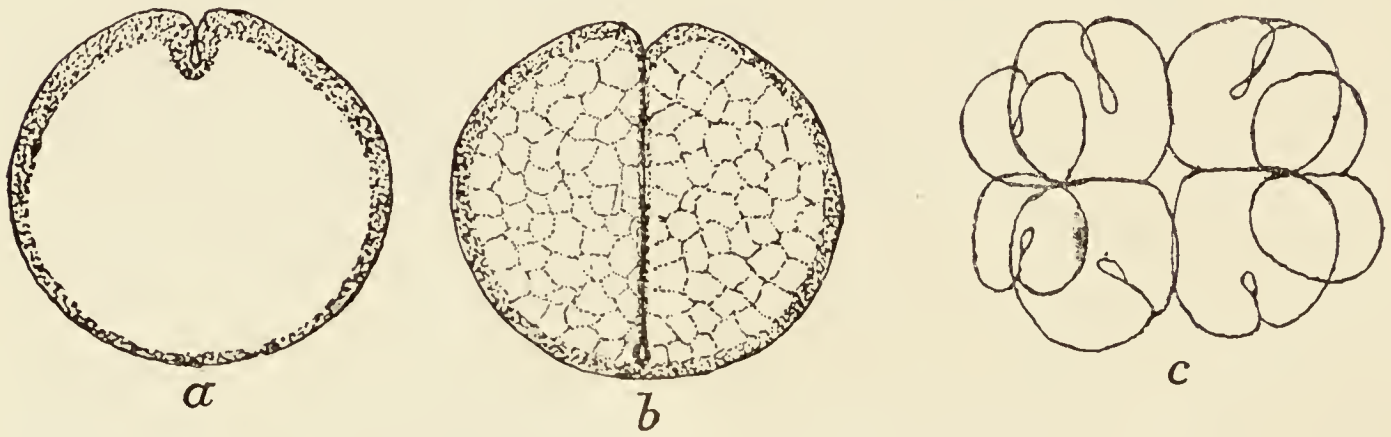
4 5

Furchungsstadien und Blastosphaera von Lineus Gesserensis, z. Th. nach Barrois (Ann. des sc. nat. Sér. 6. Zool. Tom. 6). cs Furchungshöhle. Alle Figuren sind in derselben Stellung gesehen.

an der Oberfläche dagegen schliessen sie sich fest aneinander; in dieser Weise wird der schon frühzeitig auftretende Hohlraum (cs) im Innern stetig vergrössert; dieser Hohlraum wird als Furchungshöhle oder Baer'sche Höhle bezeichnet (nach dem berühmten Embryologen Karl Ernst v. Baer, der sie bei dem Froschei entdeckte).

In dem vorliegenden und in vielen anderen Fällen entsteht jede der ersten Furchen gleichzeitig im ganzen Umkreis des Eies, schreitet nicht von einem Pol nach dem anderen fort. Dies ist aber keineswegs immer der Fall. Z. B. bei Hydroiden und Rippenquallen — welche letztere übrigens inäquale Furchung haben — senken sich die Furchen von dem einen Pol aus tief in das Ei, resp. in die Furchungszellen hinein, so dass zuletzt nur eine dünne Brücke an der entgegengesetzten Seite die beiden Tochterzellen mit einander verbindet (vergl. Fig. 35, a—c). Diese Verschiedenheit beruht wohl immer darauf, dass die Kerntheilungsfigur im ersten Falle etwa central liegt, so dass das fädig ausgebildete Protoplasma zu gleicher Zeit auf die

Fig. 35 a—c.



Aus der Furchung einer Rippenqualle, Eschholtzia cordata nach Kowalevsky (Mém. de l'acad de St. Pétersbourg Sér. 7. Tom. 10). a und b zwei Stadien der ersten Furchung; c Stadium mit 8 Zellen, die in Theilung begriffen sind; die Furchen treten immer einseitig auf. Die Vertheilung von Bildungs- und Nahrungsdotter ist nur in b angegeben.

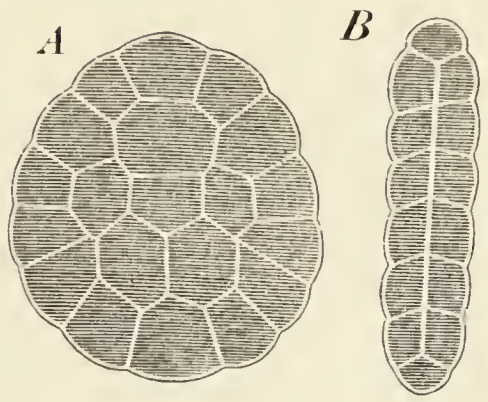
ganze Oberfläche einwirken kann; im zweiten Falle liegen aber die Kerntheilungsfiguren ziemlich nahe an der Oberfläche und zwar nach der Seite hin, wo die Furche sich einsenkt, so dass anfangs nur hier die Thätigkeit der fädigen Polsonnen sich geltend machen kann.

Es ist auch nicht überall der Fall, dass die Zellen, während sie diesen Furchungsmodus durchmachen, eine centrale Höhlung zwischen sich fassen; bisweilen (namentlich bei verschiedenen Coelenteraten) berühren sie sich während der ganzen Furchung am Centrum und es bildet sich also keine Furchungshöhle aus; eine derartig solide, aus einer einfachen Zellschicht bestehende Embryonalform wird als Morula bezeichnet. Endlich kann aus diesem Furchungsmodus eine dritte Embryonalform entstehen, welche Plakula genannt

wird (Fig. 36): eine zellige, zweischichtige Platte, die dadurch zu Stande kommt, dass die Zellen während der Furchung sich dicht an einander schliessen und dass die Anordnung derselben nur nach einer Fläche stattfindet; hierdurch wird auch keine — oder höchstens eine ganz rudimentäre — Furchungshöhle gebildet. Eine der am typischsten entwickelten Plakulae findet sich bei einigen Rundwürmern (Nematoden).[3])

Diese zuerst geschilderte Art der Furchung wird nun vor Allem dadurch charakterisiert, dass die Furchungskugeln zu jedem Zeitpunkt der Entwicklung alle ganz gleichartig sind: sie haben fast genau dieselbe Grösse und auch dieselbe Beschaffenheit; wie die Eizelle

Fig. 36.



Plakula von Cucullanus elegans nach Bütschli aus Balfour's Handbuch. A von der Fläche, B von der Seite.

in ihren verschiedenen Regionen stofflich gleichartig war, so sind es auch die Theilprodukte derselben, die Furchungskugeln. Diese Art der Furchung wird daher als aequal oder als regulär bezeichnet. Während der späteren Jahre hat sich übrigens herausgestellt, dass sie viel weniger verbreitet ist, als man früher glaubte; viele Fälle, die man früher zu diesem Modus rechnete, haben sich nämlich nach genaueren Untersuchungen als den folgenden adaequalen oder inaequalen Modi angehörig erwiesen, indem kleinere oder grössere Unterschiede zwischen den Furchungskugeln auftreten[4]). Die aequale Furchung hat ihre Hauptverbreitung unter den Coelenteraten; sie scheint jedoch auch hie und da bei andern Typen vorzukommen, gewöhnlich bei Eiern mit sehr geringem Nahrungsdotter; indessen haben die als Typus gewählten Nemertineneier doch einen relativ

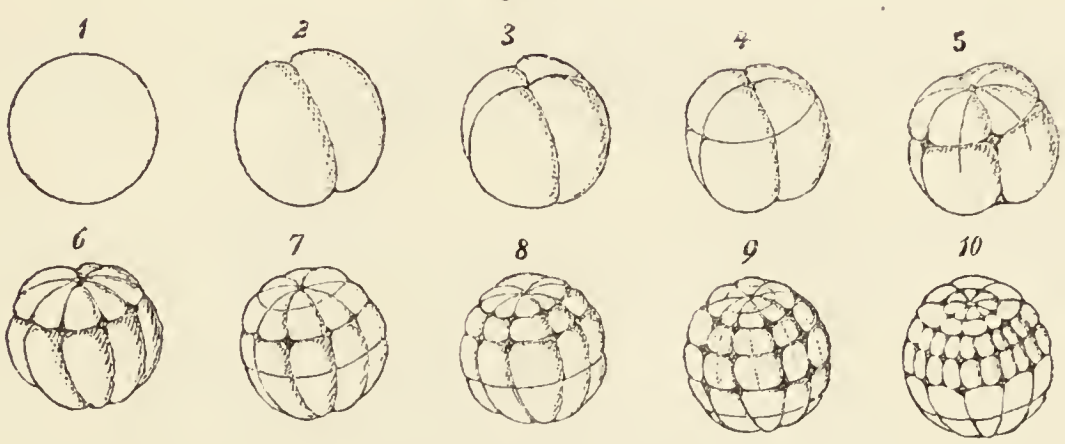
ansehnlichen, aus kleinen Kügelchen bestehenden Dotter. Es kommt auch nicht hauptsächlich auf die Masse, sondern auf die Vertheilung des Dotters an; es lässt sich behaupten, dass die Vertheilung des Nahrungsdotters im Ei gleichmässig sein muss, damit die Furchung aequal sein kann.

Die zweite und ausserordentlich verbreitete Unterform wird als der inaequale Modus bezeichnet. Charakteristisch für diesen Modus ist, dass früher oder später zwischen den Furchungskugeln in Bezug auf Grösse oder Beschaffenheit oder in Bezug auf beides Verschiedenheiten auftreten, dass sich also schon während der Furchung eine Andeutung der Differenzierung in Keimblätter kenntlich macht. Zwischen diesem und dem aequalen Modus ist es fast unmöglich, eine scharfe Grenze zu ziehen, weil nämlich die Verschiedenheiten zwischen den Furchungskugeln in vielen Fällen so geringe sind, dass man nicht recht weiss, ob man die Furchung aequal oder inaequal nennen soll. Viele bezeichnen eine solche Furchung als adaequal. So z. B. bei vielen Echinodermen und bei dem einfachsten Wirbelthiere, dem Amphioxus; der Unterschied zwischen den Furchungszellen beruht hier einzig und allein darauf, dass sie an dem einen Pol ein wenig grösser als an dem andern Pol sind und dass am Ende des Prozesses die Zellen der Blastosphaera an dem einen Pol etwas höher, länglicher sind, als an dem anderen (Fig. 56 A); ihrer sichtbaren Beschaffenheit nach sind sie aber alle fast gleich; die einen enthalten dieselben relativen Mengen Bildungsdotter und Nahrungsdotter, wie die anderen, wie denn auch die Vertheilung der Substanzen im Ei eine gleichmässige war.

Als Typus einer ganz ausgeprägt inaequalen Furchung lässt sich sehr gut das Froschei benützen (Fig. 37, 1—10). Schon im Vorhergehenden wurde darauf aufmerksam gemacht, dass das Froschei eine deutliche polare Differenzierung zeigt, einen Gegensatz zwischen einem oberen, schwarzen (animalen) Pol und einem unteren, weissen (vegetativen) Pol. Die erste Furche stellt sich nun meridional, sie läuft rings um das Ei von dem oberen Pol nach dem unteren und theilt das Ei in zwei vollkommen oder fast vollkommen gleiche Hälften (2). Die zweite Furche ist auch eine Meridionalfurche und steht genau senkrecht auf der ersten; durch dieselbe werden also

die beiden ersten Furchungskugeln halbiert, so dass vier Furchungskugeln, alle von ganz gleicher Grösse und Beschaffenheit entstehen (3). Es verdient hervorgehoben zu werden, dass diese Furchen sich zuerst am oberen Pol zeigen und nach dem unteren Pol weiter fortschreiten; der Kern und das aktivste Plasma liegen nämlich ziemlich nahe an dem oberen Pol. Nach dem zuletzt erwähnten Stadium ist es nun mit der Gleichartigkeit der Zellen vorbei; die dritte Theilung findet nämlich mittels einer Horizontalfurche statt, welche etwas näher an dem schwarzen als an dem weissen Pol liegt: auf diese Art werden acht Zellen, vier obere und vier untere gebildet (4), und sowohl Grösse als Beschaffenheit dieser und jener ist selbstverständlich sehr verschieden: die oberen sind kleiner, aussen ganz schwarz und weniger

Fig. 37.

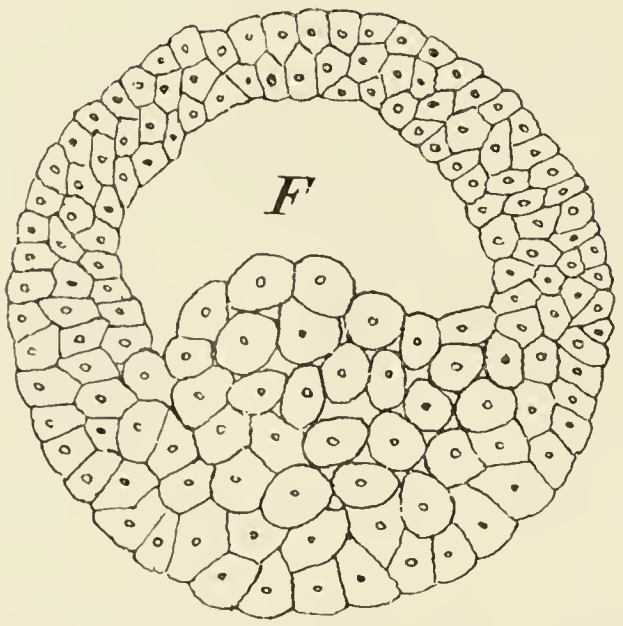


Zehn Stadien aus der Furchung des Froscheies (vergl. den Text). Nach Ecker aus Claus (Lehrb. d. Zool.).

reich an Nahrungsdotter; die unteren sind grösser und nur in ihrem oberen Theil schwarz, im unteren dagegen weiss und sehr reich an recht grossen Nahrungsdotterplättchen. Es entstehen nun neue Furchen, sowohl meridionale wie horizontale und sowohl in der oberen, als in der unteren Region des Eies; der Prozess schreitet aber in dem oberen Theil schneller vorwärts, als in dem unteren, so dass die Zellen am oberen Pol fortwährend kleiner bleiben (5—10). Auch hier entsteht, indem die Zellen während der Furchung auseinander weichen, im Innern eine Höhle, die Baer'sche Höhle, die übrigens hier näher am oberen, als am unteren Pol liegt (Fig. 38). Da aber ziemlich frühzeitig ausser den schon erwähnten Furchungen auch Zelltheilungen in tangentialer Richtung auftreten, begrenzt hier ein mehrschichtiges Blastoderm die Furchungshöhle. Die in Fig. 38

dargestellte Blastosphaera (vom Triton; die des Frosches zeigt prinzipiell ganz gleiche Verhältnisse) weist also ebenso wie schon das ungefurchte Ei eine verschiedene Ausbildung der zwei Pole auf und wird als Amphiblastula bezeichnet, im Gegensatz zu der aus der äqualen Furchung hervorgehenden Archiblastula, deren Zellen alle gleich sind. — Neuere Untersuchungen (von Roux u. A.) haben übrigens festgestellt, dass das Ei, die sämmtlichen Furchungsstadien und die Blastula des Frosches eine deutliche Bilateralität erkennen lassen. Diese zeigt sich schon am ungefurchten Ei, indem das schwarze Pigment an der einen Seite weiter als an der anderen nach dem vegetativen Pol hinabreicht; jene Seite entspricht etwa dem späteren Vorderende.

Fig. 38.

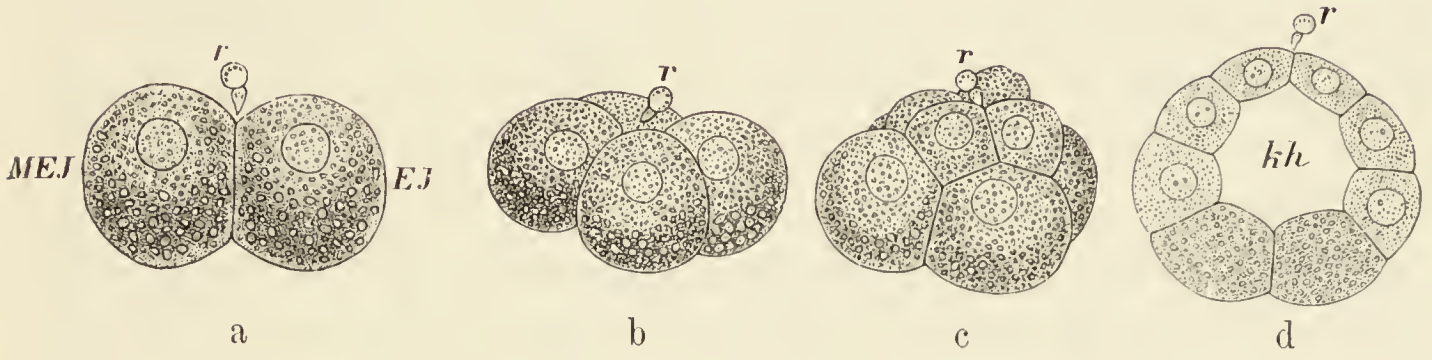


Senkrechter Durchschnitt einer Blastosphaera von Triton nach O. Hertwig (Studien zur Blättertheorie. Heft 5. Jena 1883). F Furchungshöhle.

Diese Art der Furchung, die wir zunächst beim Frosch vorfanden, ist (besonders in Bezug auf die drei ersten Theilungen) einer der am häufigsten vorkommenden Modi. So zeigt die Furchung z. B. bei vielen Meeres-Plattwürmern (Polycladen) und bei manchen Schnecken (z. B. Planorbis) einen ganz ähnlichen Verlauf: erst werden durch zwei Meridionalfurchen vier Furchungszellen von gleicher Grösse und Beschaffenheit gebildet (Fig. 39 a—b) und erst darnach werden durch eine, die zwei ersten senkrecht schneidende Horizontalfurche vier grosse, dunkelkörnige, nahrungsdotterreiche Zellen am vegetativen Pol und vier kleinere, hellere, feinkörnige Zellen am

animalen Pol abgesondert (Fig. 39 c); auch hier geht als Resultat der Furchung eine Amphiblastula hervor (Fig. 39 d), welche jedoch darin von derjenigen des Frosches abweicht, dass das Blastoderm nur aus einer Zellschicht besteht; oben sind diese Zellen immer kleiner und feinkörnig (farblos), unten dagegen grösser und grobkörnig (gelblich). — Der inaequale Furchungsmodus ist indessen in mannigfaltiger Weise variiert, wohl mehr als irgend eine andere

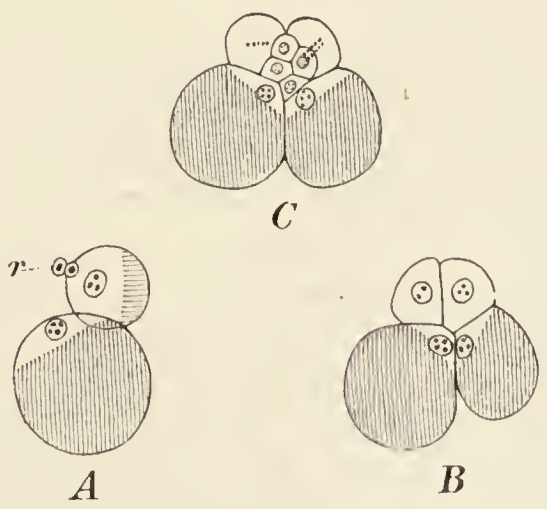
Fig. 39 a—d.



Furchungsstadien und Blastosphaera von Planorbis nach Rabl a. a. O. kh Furchungshöhle, r Richtungskörperchen.

Furchungsart und wir brauchen nur an eine andere Schnecke, Akera bullata (eine Opisthobranchiate) heran zu gehen, um ganz andere Verhältnisse anzutreffen (Fig. 40, A—C). Hier theilt sich das Ei schon bei der allerersten Furchung in zwei Zellen von ungleicher Grösse und Beschaffenheit (A): die untere ist weit grösser und (sowohl absolut wie relativ) reicher an Nahrungsdotter, als die obere; in beiden findet sich jedoch etwas Nahrungsdotter (der aus kleinen

Fig. 40 A—D.



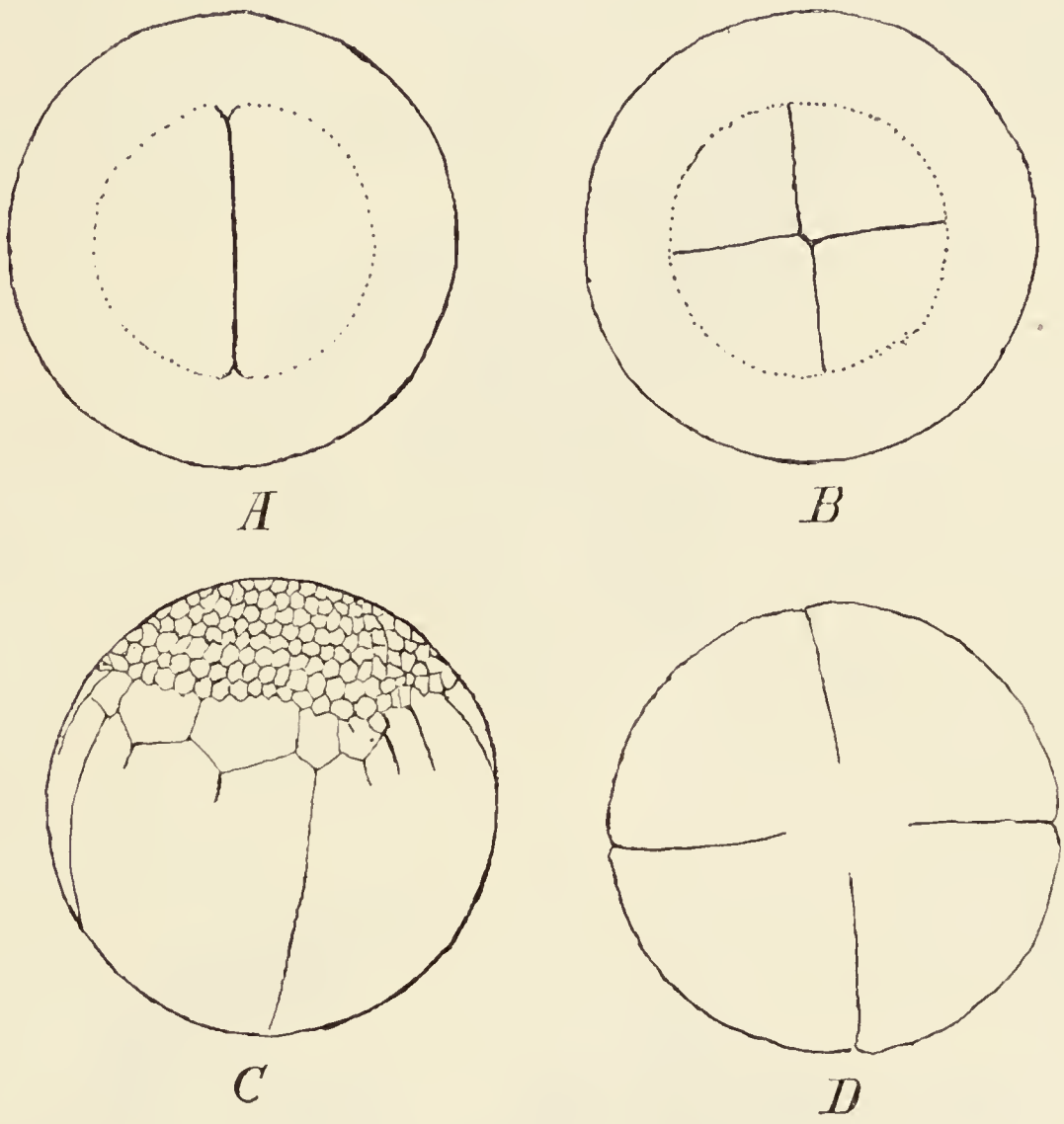
Drei Furchungsstadien des Eies von Akera bullata. A von der Seite, B und C von der Fläche gesehen. r Richtungskörperchen.

Eiweisskügelchen besteht und in der, in der Figur schraffierten Region gelegen ist, d. h. in der von den Richtungskörperchen (r) abgekehrten Region). Jede der beiden ersten Furchungskugeln theilt sich nun durch eine etwa senkrecht auf der ersten stehende zweite Furche in zwei gleiche Hälften, so dass das Stadium B entsteht; darnach werden (wahrscheinlich von den zwei grösseren Furchungskugeln) zwei kleinere Zellen abgeschnitten, welche sich sehr bald jede in zweie theilen, so dass nun zwei grosse, zwei mittelgrosse und vier kleine Zellen vorhanden sind (Stad. C). Die mittelgrossen und kleinen Zellen vermehren sich nun schnell und umwachsen nach und nach die zwei grossen; diese letzteren verhalten sich aber noch lange Zeit sehr passiv, so dass man sie noch bei weit entwickelten, rotierenden (wimpernden) Embryonen unverändert findet. Noch mehr abweichend verhält sich die Furchung bei den Muscheln, bei welchen eine grosse Zelle zahlreiche kleinere sprosst und von diesen umwachsen wird. — Es kommen, wie gesagt, noch eine Menge anderer Modifikationen der inaequalen Furchung vor, aber als Beispiele müssen die eben angeführten genügen. Im Allgemeinen kann behauptet werden, dass die inaequale Furchung an die telolecithalen Eier gebunden ist; aber wie wir später sehen werden, haben nicht alle telolecithalen Eier die inaequale Furchung; einige furchen sich partiell (discoidal).[5])

Schon bei dem Frosche bilden sich ja, wie erwähnt wurde, die ersten Furchen zunächst am animalen Pol und verlängern sich von da allmäblich nach dem vegetativen Pol zu. Es dauert auch sehr lange, bis die Furchen das Ei bis in die innersten Theile durchschneiden; es bilden sich desshalb neue Furchungssysteme an der Oberfläche, bevor noch die früheren Furchen die Zellen ganz von einander getrennt haben; die Furchungszellen bleiben also im Innern längere Zeit in Verbindung mit einander. Viel weiter geht dies aber bei den Ganoiden (Stör, Lepidosteus), deren Furchung interessant ist, insofern sie einen Uebergang zu einer Art der partiellen — der discoidalen — Furchung darbietet. Die beistehende Fig. 41, A—D zeigt drei Stadien der Furchung von Lepidosteus (das letzte in zwei verschiedenen Ansichten). Die erste und zweite Furche (A—B) umgreifen zunächst gar nicht das ganze Ei, sondern erstrecken sich

während einer ziemlich langen Periode nur über ein beschränktes Feld am animalen Pol — das man der Keimscheibe der discoidal gefurchten Eier vergleichen kann — und noch in einem so späten Stadium wie C—D ist das ganze Ei nicht durchgefurcht, weder nach unten, noch nach innen; dies geschieht erst in noch späteren Stadien Bei der im nächsten Stadium folgenden Darstellung der

Fig. 41 A—D.



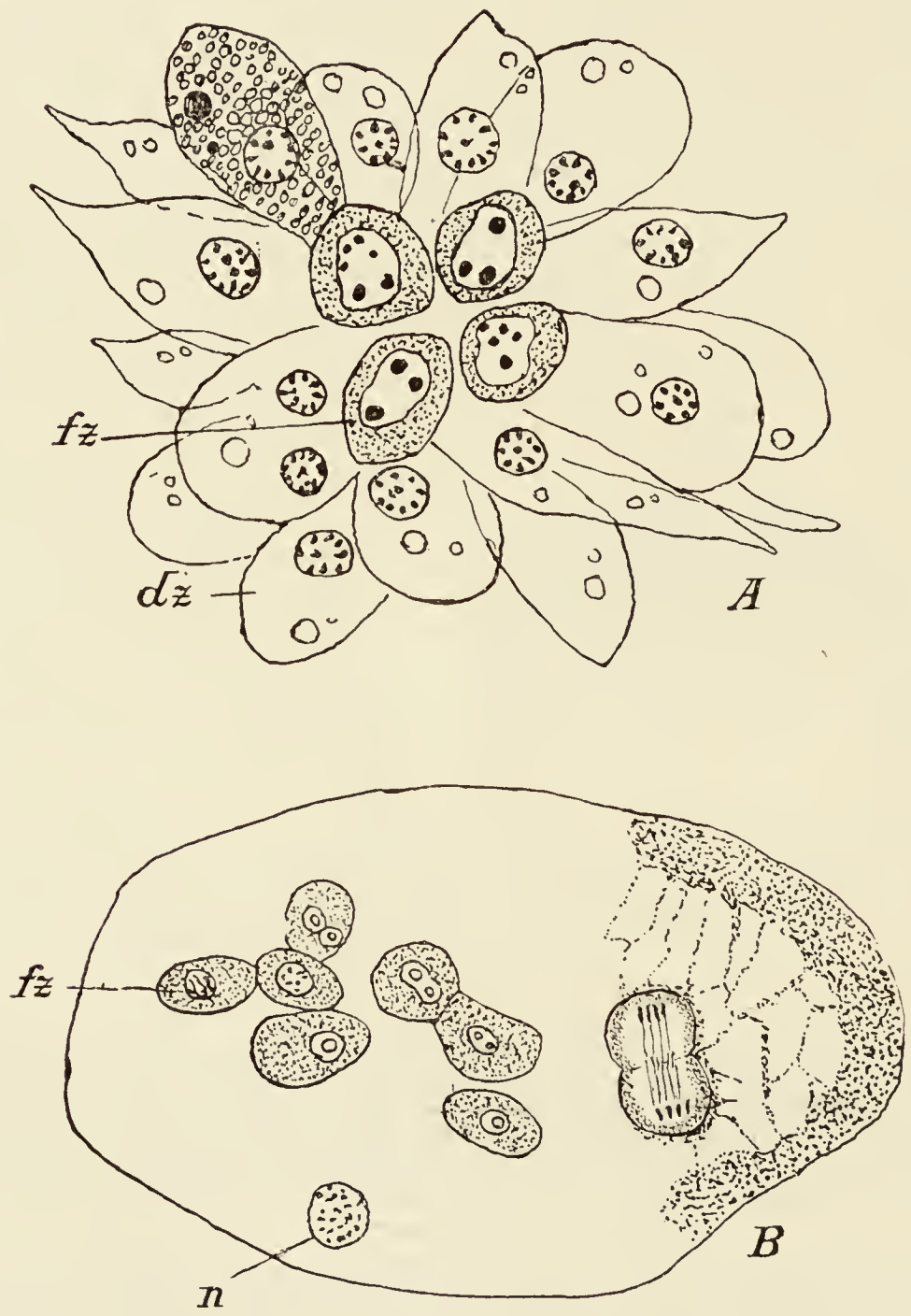
Furchungsstadien von Lepidosteus nach Balfour und Parker (Philos. Transact. of the Royal Soc. 1882). A erstes, B zweites Furchungsstadium (die punktierte Linie giebt die Grenze des Bezirks an, der während der ersten Periode abgefurcht wird). C—D weiteres Stadium, von der Seite und von unten gesehen (vier Furchen erstrecken sich weit hinab, lassen aber noch den unteren Pol frei).

discoidalen Furchung wird die Aehnlichkeit mit diesen Verhältnissen auffallen. Bei einigen Amphibien (Alytes, Caecilien) sind ähnliche Verhältnisse wie bei den Ganoiden vorhanden.

Eine sehr eigenthümliche Art der Furchung findet sich bei einigen Plattwürmern des Süsswassers (den Tricladen). Die sehr kleinen Eier werden hier in Cocons abgelegt und als Nahrungsstoff

werden ihnen anstatt ungeformten Eiweisses zahlreiche, in besonderen Organen — Dotterstöcken — gebildete Dotterzellen mitgegeben. Die Furchung des Eies ist total und wie es scheint äqual; was sie aber von allen bis jetzt besprochenen Furchungsmodi unterscheidet, ist folgender Umstand. Die Furchungszellen bleiben nämlich nicht in festem Verband mit einander, sondern entfernen sich von einander und geberden sich als Wanderzellen. Jedes Ei ist von einer

Fig. 42 A, B.



Zwei Stadien aus der Furchung von Dendrocoelum lacteum nach P. Hallez (Mém. de la soc. d. sciences de Lille. Sér. 4. Tom. 16). A Stadium mit 4 Furchungszellen (fz), von einer Gruppe von Dotterzellen (dz) umgeben; die Dotterkörner sind nur in einer Zelle eingezeichnet. Um die Furchungszellen sind die Dotterzellen in eine Masse verschmolzen. B Schnitt durch ein Stadium mit 30 Zellen (im Schnitt sind 8 sichtbar). Die Dotterzellen sind gänzlich verschmolzen und bilden eine feinkörnige, vakuolige Masse (die Struktur ist nur rechts angegeben). n Kern einer Dotterzelle.

Gruppe von Dotterzellen fest umschlossen und in dieser wandern nun die Furchungszellen herum, indem sie anfangen die Dotterzellen zu resorbieren (vergl. Fig. 42, A—B). Erst später finden sie sich wieder zusammen und treten in festen Verband mit einander, um den Embryo herzustellen.

Ein merkwürdiges Verhalten finden wir endlich bei der Furchung der Salpen. Hier sollen sich nach den Angaben der Autoren Follikelzellen von den Wandungen der weiblichen Geschlechtsorgane loslösen und zwischen die Furchungszellen eindringen, sodass diese von einander getrennt werden. Die Follikelzellen gehen wahrscheinlich später zu Grunde.

Anmerkungen

[1]) Bei den Fledermäusen, bei welchen die Begattung im Spätherbste stattfindet, die Entwickelung aber erst im Frühjahr beginnt, lösen sich die Eier häufig mitten im Winter vom Ovarium ab und werden befruchtet: merkwürdiger Weise scheint aber in diesem Falle eine längere, bis mehrmonatliche Pause einzutreten, bevor die Furchung anfängt. Vergl. E. van Beneden und Julin, Arch. de Biol. Tom. I. — Bei verschiedenen anderen Thieren kann nach der Furchung eine Pause eintreten, sodass die Keimblätterbildung und die Bildung des Embryos erst nach längerer Ruhezeit beginnt; dabei verschmelzen oft die Furchungskugeln zu einer gemeinsamen, vielkernigen Plasmamasse. So bei vielen niederen Krebsthieren; unter den Säugethieren findet Aehnliches bei den Hirschen statt: die Begattung, Befruchtung und Furchung geht im Spätsommer vor sich, die weitere Entwickelung aber erst im December. Auch scheint wenigstens bei einigen Hydra-Arten eine derartige Pause einzutreten.

[2]) Bei verschiedenen Thieren entsteht während des Wachsthums des Eies ein eigenthümliches Gebilde, der sogen. Dotterkern (z. B. sehr deutlich bei Spinnen), welchem man früher eine Rolle bei der Dotterbildung zuertheilte. Die Bedeutung dieses Gebildes ist in vielen Fällen sehr unsicher; doch scheint für einige Fälle die Deutung desselben als einer Attraktionssphäre ziemlich sicher. Vergl. Balbiani, Journ. de l'anat. et de la phys. Tom. 29, 1893. — Meves, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44, 1894.

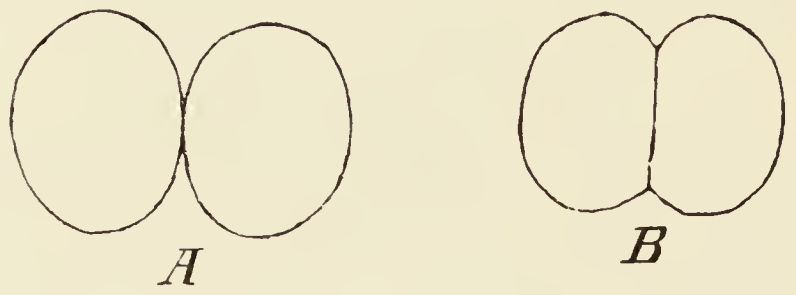
[3]) Die Nematoden haben übrigens keine aequale Furchung, sondern die Zellen differenzieren sich bei ihnen frühzeitig.

[4]) Es giebt Autoren, welche die Existenz einer aequalen Furchung überhaupt in Abrede stellen wollen, indem sie immer kleine Verschiedenheiten zwischen den Furchungskugeln und eine Relation der einzelnen Eiregionen zu den späteren Körperregionen annehmen. Es ist gewiss, dass solche Relationen

in vielen Fällen wirklich existieren, und es ist andererseits sicher, dass viele früher als aequal beschriebene Furchungen in der That adaequal oder inaequal verlaufen; aber es scheinen mir doch nicht genügende Gründe dafür vorzuliegen, die aequale Furchung überhaupt auszustreichen. Namentlich bei vielen Coelenteraten kann ihre Existenz kaum bezweifelt werden.

5) Wenn bei der inaequalen Furchung die vier kleineren Furchungszellen des 8. Stadiums gerade über den vier grösseren stehen, ist eine solche Furchung eine „radiale"; werden die kleineren gleichzeitig mit ihrer Bildung oder bald darnach in die Zwischenräume zwischen die grösseren versenkt (z. B. bei Planorbis), so nennt man die Furchung eine „spiralige". Endlich giebt es Thiere, bei welchen die ersten Furchungen schon bilateral sind, indem an den Ver-

Fig. 43 A—D.



A holoblastisches Ei kurz nach der ersten Furchung; B etwas spätere Phase (die Furchungskugeln platten sich gegen einander ab). C Vierzelliges Stadium, von einem Pol aus gesehen. D Zwei aneinander grenzende Furchungskugeln von ungleicher Grösse (Schema).

schiedenheiten der ersten Furchungszellen schon in den allerersten Stadien ein vorn und hinten, oben und unten, rechts und links unterschieden werden kann. Weiteres darüber wird in einem folgenden Kapitel gesagt werden.

6) Die gegenseitigen Begrenzungsflächen der Furchungszellen bieten gewisse Eigenthümlichkeiten dar. So liegen gleich grosse und gleich beschaffene Furchungskugeln anfangs nach der Theilung neben einander wie gleichmässig eiförmige Körper und berühren sich demgemäss in möglichst geringer Ausdehnung (Fig. 43, A); es macht den Eindruck, als ob sie sich gegenseitig abstiessen. Nach und nach wird aber ihre Berührungsfläche eine viel grössere, als ob sie sich gegenseitig anzögen; sie platten sich gegen einander ab (Fig. 43 B). Dies ist namentlich an dem zwei- und vierzelligen Stadium sehr deutlich. Wenn vier gleich grosse und gleich beschaffene Furchungskugeln sich gegen einander

abplatten, so geschieht es in der Weise, dass sie nicht längs einer Linie, sondern meistens längs einer planen Fläche aneinander grenzen; demgemäss stossen nicht alle vier Zellen zusammen, sondern nur drei derselben grenzen an einander (Fig. 43 C); es existieren auch andere, kompliziertere Anordnungen, aber längs einer Linie stossen die vier Zellen wahrscheinlich nie zusammen. Ist ein Grössenunterschied zwischen zwei Zellen von gleicher Beschaffenheit vorhanden, so ist ihre Begrenzungsfläche nicht wie in den vorhergehenden Fällen eine plane, sondern eine krumme, in der Weise, dass die kleinere Zelle eine konvexe Oberfläche hat, während die grössere Zelle, dort wo sie an die kleinere angrenzt, eine Konkavität zur Aufnahme derselben aufweist (Fig. 43 D). Die freien Flächen der Zellen sind immer abgerundet. All dieses beruht auf einfachen physikalischen Verhältnissen; an Seifenschaum lässt sich ganz Aehnliches konstatieren. — Vergl. Chabry, Journ. de l'anat. et de la phys. Tom. 23, 1887.

In neuester Zeit hat Roux nachgewiesen, dass isolierte, aber einander sehr nahe liegende Furchungskugeln eine gegenseitige Anziehung ausüben und sich einander bis zur Berührung nähern (diese Erscheinung wurde von dem genannten Forscher als Cytotropismus bezeichnet). Vergl. W. Roux, Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organismen, Bd. I, 1, 1894.

VI

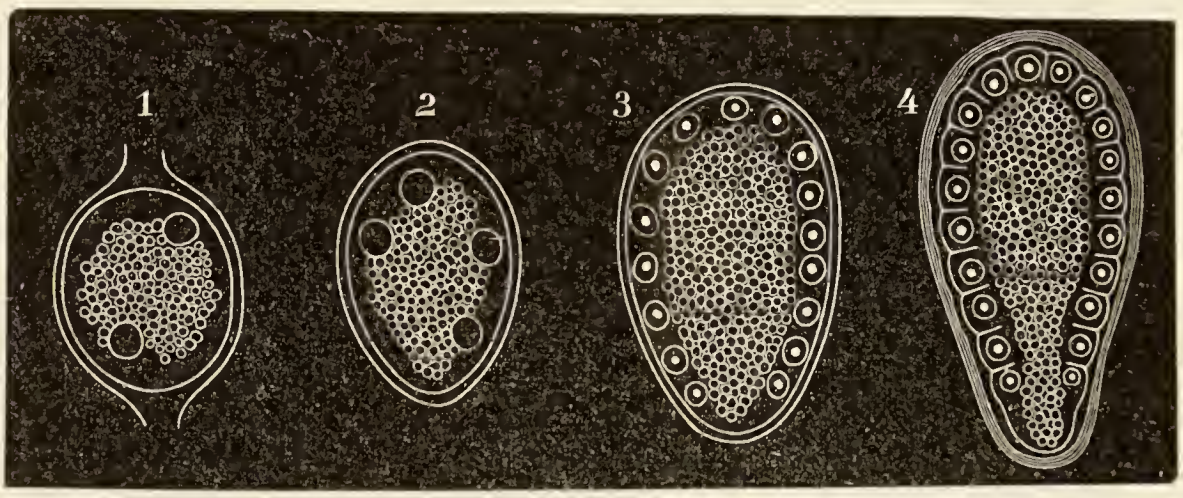
Die partielle Furchung — Vertheilung der Furchungstypen im Thierreich — Bemerkungen über die Mechanik der Furchung und Zelltheilung

Die zweite Hauptform des Furchungsprozesses, die partielle Furchung, wird ja dadurch charakterisiert, dass nicht das ganze Ei, sondern nur ein Theil desselben und zwar gewöhnlich ein kleinerer Theil während der früheren Entwicklungsperiode in Zellen zerlegt wird. Auch bei der partiellen Furchung können wir zwei verschiedene Modi unterscheiden, unter welchen sie auftreten kann, nämlich die superficiale und die discoidale Furchung, und wir müssen jeder derselben eine gesonderte Betrachtung widmen.

Die superficiale Furchung kommt hauptsächlich bei der Reihe der Arthropoden vor und ist hier der dominierende Furchungsmodus, wenn auch neben ihr verschiedene andere Modi vorkommen. Sie scheint auf die centrolecithalen Eier beschränkt zu sein. Bei diesen ist ja der Nahrungsdotter im Innern angehäuft, während sich überall an der Oberfläche eine mehr oder weniger dünne Schicht Bildungsdotter ausbreitet. Der Kern kann entweder in der oberflächlichen Schicht oder, von einer geringen Menge Bildungsdotter umgeben, tief in den Nahrungsdotter versenkt liegen. In beiden Fällen beobachtet man während der ersten Periode der Entwicklung an der Oberfläche gar keine Furchen, keine Abgrenzung in Zellen; wird indessen das Ei genauer studiert, so erkennt man, dass der Kern sich erst in zwei Kerne zerlegt, dann diese in vier, diese wiederum in acht u. s. w. (Fig. 44, 1, 2, 3). Erst wenn die Kerne sich auf eine ansehnliche Zahl vermehrt haben (immer nahe an der Oberfläche des Eies liegend), treten auf einmal eine grosse Anzahl

Furchen auf, durch welche um jeden Kern eine Zelle gegen ihre Nachbarinnen abgegrenzt wird (Fig. 44, 4). Lagen die Kerne anfangs in den Nahrungsdotter versenkt, so rücken sie zum grössten Theile, bevor noch die äussere Furchung beginnt, an die Oberfläche; erst wenn sie dicht an die Oberfläche gelangt sind, geht die äussere Furchung an. In beiden Fällen schneiden die Furchen aber keineswegs durch bis an die innersten Theile des Eies, sondern werden eine kurze Strecke innerhalb der Oberfläche, etwa dort, wo Bildungs- und Nahrungsdotterregion an einander grenzen, undeutlich. Als Resultat der Furchung entsteht also hier eine einfache Zellschicht (das Blastoderm), welche gewöhnlich ohne scharfe Grenze in den ungefurchten Nahrungsdotter übergeht; wie leicht ersichtlich, ist

Fig. 44.



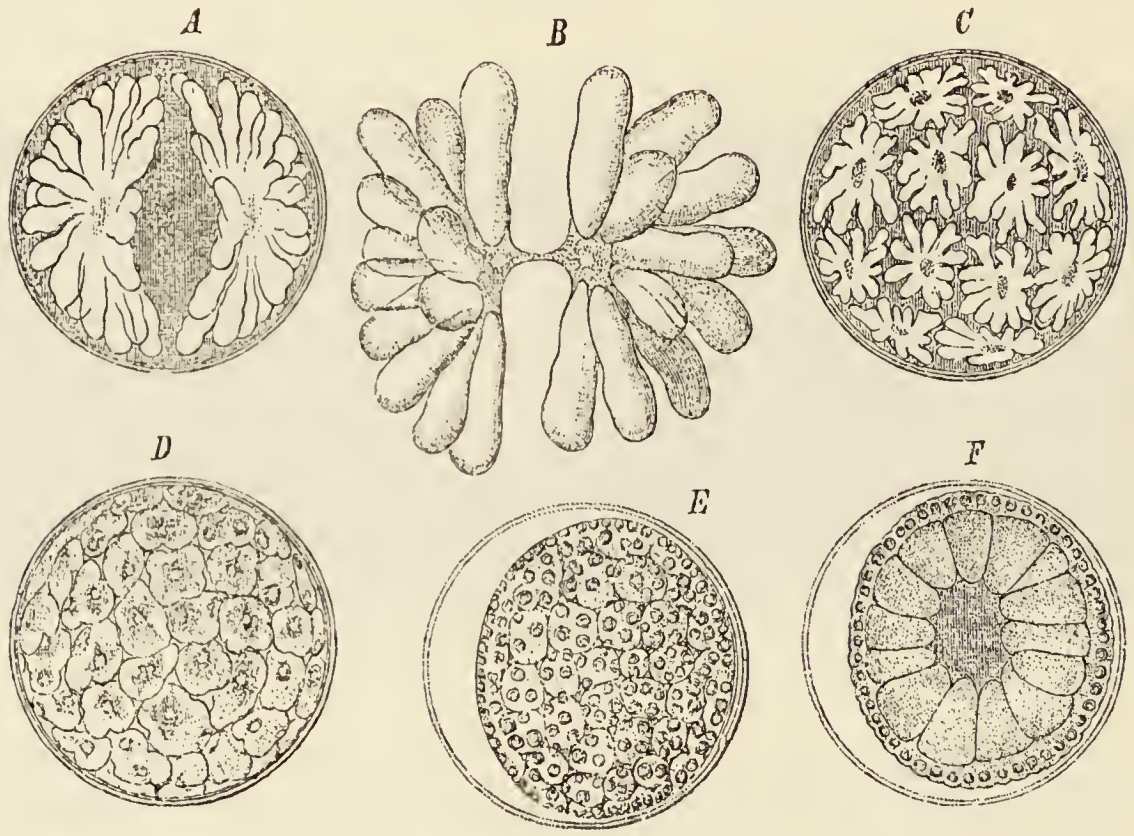
Vier Furchungsstadien des Eies einer Blattlaus nach Metschnikoff aus Balfour's Handb. d. vergl. Embryologie.

eine solche Embryonalform nur als eine modifizierte Blastosphaera anzusehen, welche im Wesentlichen nur dadurch von den aus holoblastischen Eiern entstandenen abweicht, dass im Innern keine Furchungshöhle, aber an deren Stelle eine ungefurchte Nahrungsdottermasse vorhanden ist. Erst zu einem viel späteren Zeitpunkt grenzen sich die Blastodermzellen schärfer gegen die von ihnen umschlossene Dottermasse ab. In der letzteren treten meistens auch anfangs freie Kerne auf, die entweder — falls die Kerne von Beginn an drinnen lagen — hier zurückgeblieben sind oder — falls sie anfangs oberflächlich lagen — von dort eingewandert sind. In späteren Entwicklungsstadien grenzt sich dann meistens der Dotter um dieselben in Zellen ab („die sekundäre Dotterfurchung").

Bisweilen tritt die superficiale Furchung unter einer etwas verschiedenen Physiognomie auf, so z. B. an den kleinen Sommereiern der Cladoceren. Hier sind nämlich die ersten Kerntheilungen gleich von oberflächlichen Furchen begleitet, sodass diese Eier, wenn nicht genau beobachtet wird, für holoblastische gehalten werden können; indessen erreichen doch die Furchen auch hier nicht die inneren Theile des Eies, sondern hier findet sich eine kleine ungefurchte Nahrungsdottermasse.

Eine sehr eigenthümliche Physiognomie zeigt die superficiale Furchung bei einigen Spinnen (Fig. 45 A—F). Bei diesen liegt

Fig. 45 A—F.



Furchung des Eies einer Spinne (Philodromus limbatus) nach H. Ludwig aus Claus (Lehrb. d. Zool.) In den Stadien A—C sind keine oberflächlichen Furchen sichtbar; in F erscheint die Spaltung in zwei Schichten.

der Kern des kugelrunden Eies mit dem aktivsten Theil des Bildungsdotters ganz central, und um denselben ist der Nahrungsdotter als eine Rosette von Säulchen angeordnet; ganz peripherisch findet sich wiederum eine Schicht Bildungsdotter. Durch die Furchung wird nun nicht nur der Kern mit dem aktiven Plasma, sondern auch die Nahrungsdotterrosette in zwei gleiche Theile zerlegt (A, stärker vergrössert in B); diese theilen sich dann weiter in vier, acht Theile u. s. w. und das am meisten in die Augen Springende bei diesen

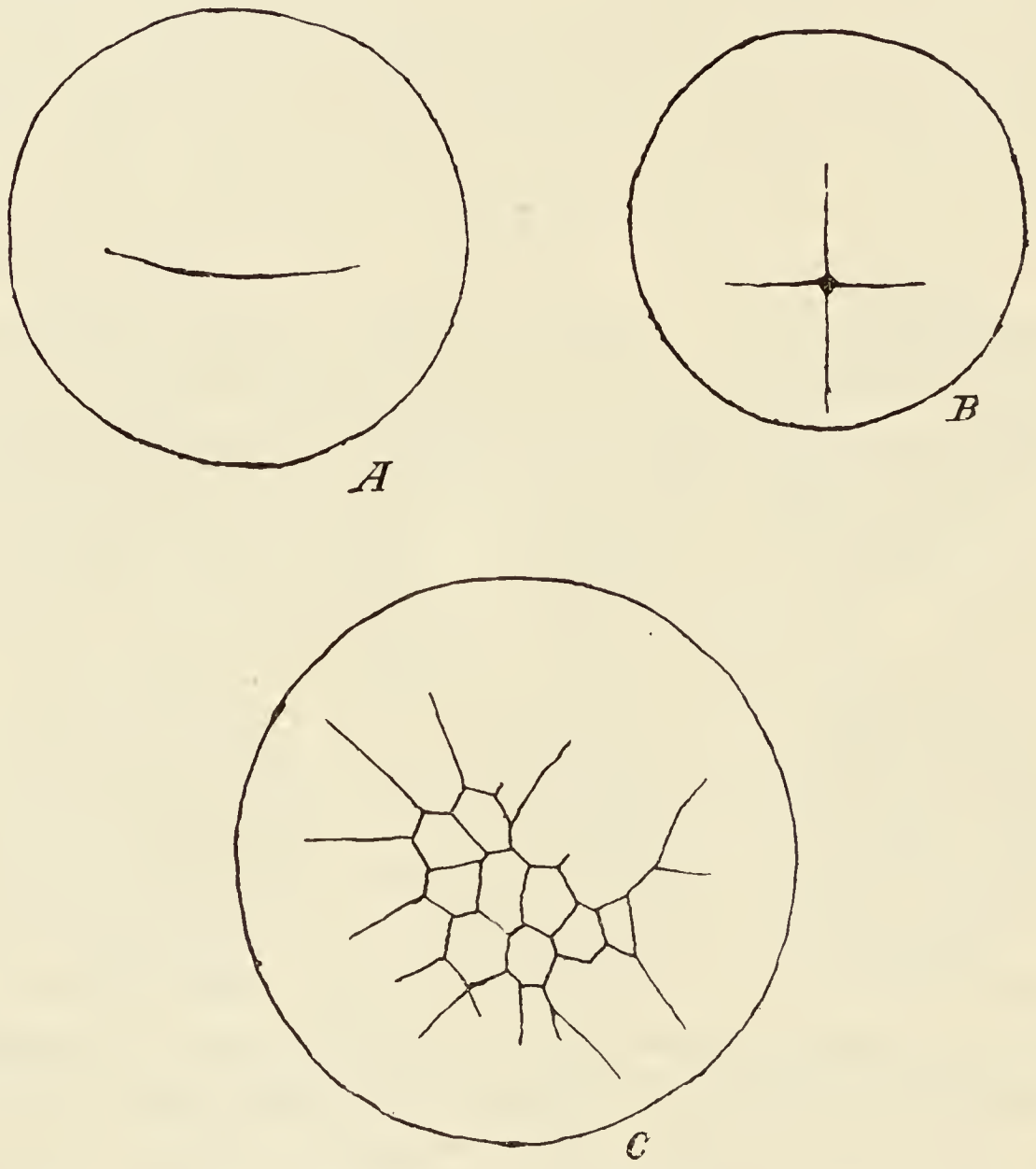
Vorgängen ist eben die Sonderung des Nahrungsdotters in immer kleinere und zahlreichere Rosetten (C); aber äussere Furchen treten erst zu einem späteren Zeitpunkt auf. Erst nachdem die innere Furchung so weit vorgeschritten ist, dass 32 Rosetten, jede mit ihrem Bildungsdotter und Kern, vorhanden sind, grenzen sich die Zellen schärfer gegen einander ab und es treten Furchen auf (D). Später sammelt sich der Bildungsdotter (mit den Kernen) an der Aussenseite, der Nahrungsdotter an der Innenseite dieser Furchungszellen an und es findet nun eine tangentiale Theilung statt, durch welche eine äussere Schicht Blastodermzellen von einer inneren Schicht Dotterpyramiden abgegrenzt wird; während dessen sind die Zellen auch am Centrum aus einander gewichen, sodass hier eine Furchungshöhle zu Stande kommt (F. ein seltener Fall bei dem superficialen Furchungsmodus). Die Dotterpyramiden scheinen wenigstens bei einigen Arten keine Kerne zu enthalten, also nicht Zellen zu sein; in diesem Fall wandern später vom Blastoderm Zellen hinein (Dotterzellen), um den Dotter zu resorbieren. Bei anderen Arten sollen aber vor dem Eintritt der tangentialen Zelltheilungen Kerntheilungen stattgefunden haben, sodass die Dotterpyramiden hier kernhaltige Zellen wären; doch dürfte dieses in Zweifel zu ziehen sein.

Was nun die superficiale Furchung vor Allem charakterisiert, ist Folgendes: *es bleibt bei derselben ein Rest von ungefurchtem Nahrungsdotter im Innern des Eies zurück; die oberflächlichen Furchen schneiden nicht ganz durch.* Gewöhnlich treten die Furchen erst auf, wenn eine grössere Anzahl von Kernen gebildet ist; doch können auch die ersten Kerntheilungen von oberflächlichen Furchen begleitet sein (Cladoceren). Der ungefurchte Dotter kann sich später in Zellen zerlegen (Prozess der sekundären Dotterfurchung), aber dann erst nach Beendigung des eigentlichen Furchungsprozesses.

Bei dem superficialen Furchungsmodus wird schliesslich die ganze Oberfläche des Eies gefurcht, in Zellen getheilt. Es giebt indessen auch Eier, die eine noch weiter fortgeschrittene Differenzierung aufweisen: bei denen nur ein kleiner Bezirk der Oberfläche den Furchungsprozess durchmacht. Dieser Modus wird als *dis-*

coidale Furchung bezeichnet und die denselben aufweisenden Eier sind sämmtlich telolecithal; oft ist die Bildungsdotterregion ausserordentlich klein im Verhältniss zum Nahrungsdotter; so war ja beispielsweise die Keimschicht oder Keimscheibe des Hühnereies von ganz unbedeutender Grösse im Verhältniss zum (weissen und gelben) Nahrungsdotter (Fig. 31, wo die Keimscheibe noch zu gross dargestellt

Fig. 46 A—C.

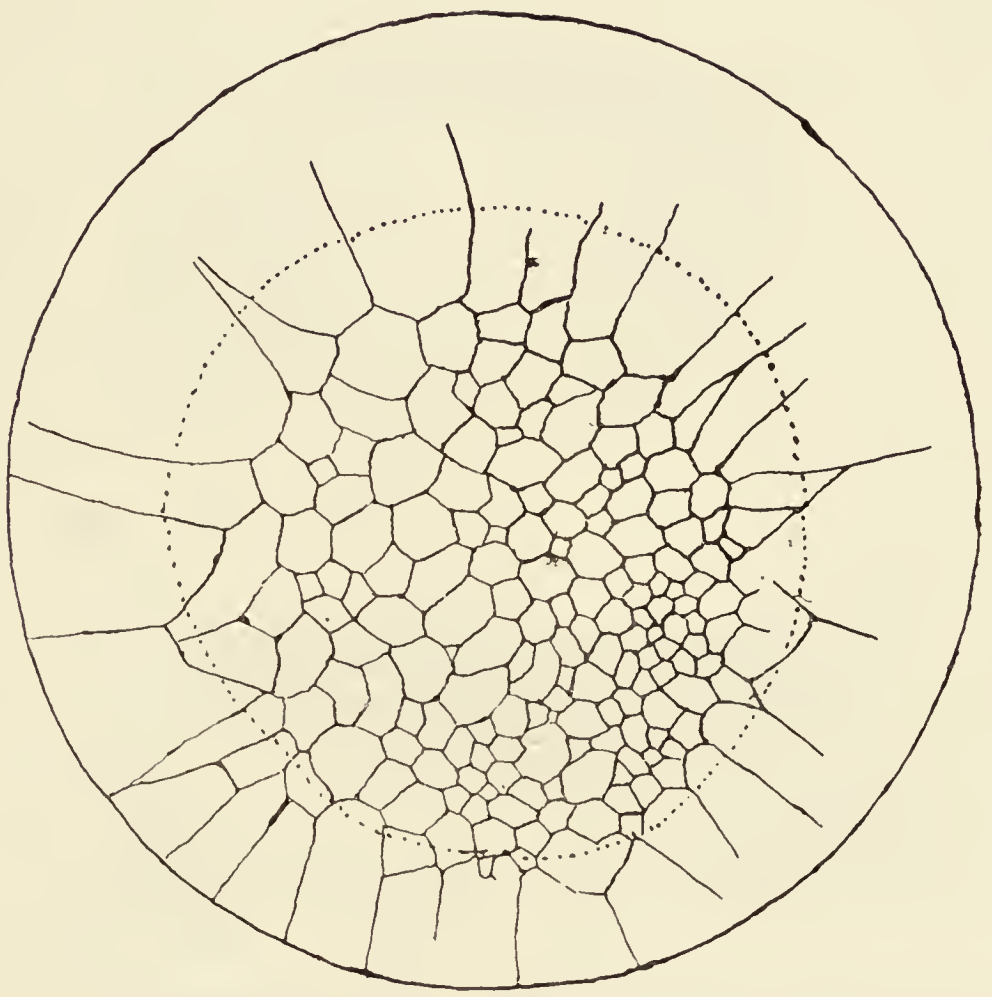


Drei Furchungsstadien des Hühnereies nach Kölliker (Entwicklungsgeschichte. 2. Aufl.). A Auftreten der ersten, B der zweiten Furche, C späteres Stadium mit grossen Randzellen und kleineren centralen Zellen.

ist). Als Beispiel diene die Furchung des Hühnereies; der einzige hier sich furchende Theil ist ja die Keimscheibe (der Bildungsdotter). In Fig. 46 A—C und Fig. 47 sind vier Stadien der Furchung von der Fläche dargestellt, in Fig. 48 zwei Durchnitte der Keimscheibe in verschiedenen Stadien. Schon die erste Furche liegt etwas ex-

centrisch in der Scheibe und ebenso die zweite; wenn man sie sich um das ganze Ei herum verlängert denkt, wären es etwa Meridionalfurchen, indem sie ungefähr von dem einen Pol nach dem anderen verlaufen würden. Später (in C und Fig. 47) sind neue Furchensysteme hinzu gekommen, die demgemäss zum Theil Horizontalfurchen genannt werden müssen. Durch dieselben werden kleinere Binnenzellen (entsprechend den kleineren Zellen am animalen Pol des Froscheies)

Fig. 47.

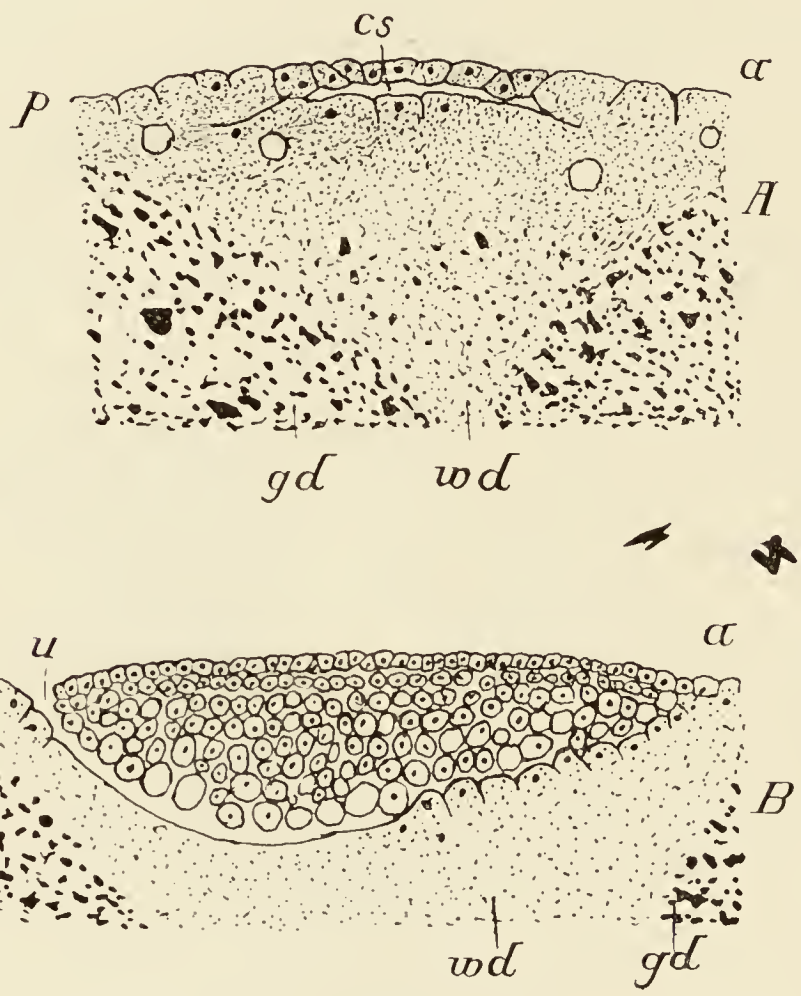


Späteres Furchungsstadium des Hühnereies nach Kölliker (a. a. O.) mit zahlreichen Zellen und Segmenten. Die punktierte Linie deutet die Grenze des centralen, hellen Feldes an, welches der unterliegenden Furchungshöhle seine Durchsichtigkeit verdankt.

und grössere Randzellen (Segmente) von einander abgeschnitten. In dieser Weise wird zunächst eine einfache Zellschicht in der Keimscheibe gebildet und sind die äusseren Zellen viel grösser; indem nun zugleich die ersten Furchen excentrisch lagen und diese Excentricität auch in den späteren Stadien weiter geführt wird, erfolgt eine bedeutende Ungleichheit der Grösse; die Binnenzellen und Segmente (Randzellen) sind an der einen Seite bedeutend grösser, als an der anderen und zwar hat dieses Verhältniss eine bestimmte Re-

lation zu der späteren Orientierung des Embryos, da, wie die ausgezeichneten Untersuchungen von Duval ergeben haben, die Region der grösseren Zellen dem späteren Vorderende entspricht. Die ersten Systeme der Furchungszellen sind gar nicht scharf von dem unterliegenden weissen Dotter abgegrenzt; in späteren Stadien sind die centralen Zellen scharf gesondert, während die grossen Randzellen noch in den weissen Dotter ohne scharfe Grenze übergehen (Fig. 48 A).

Fig. 48 A, B.



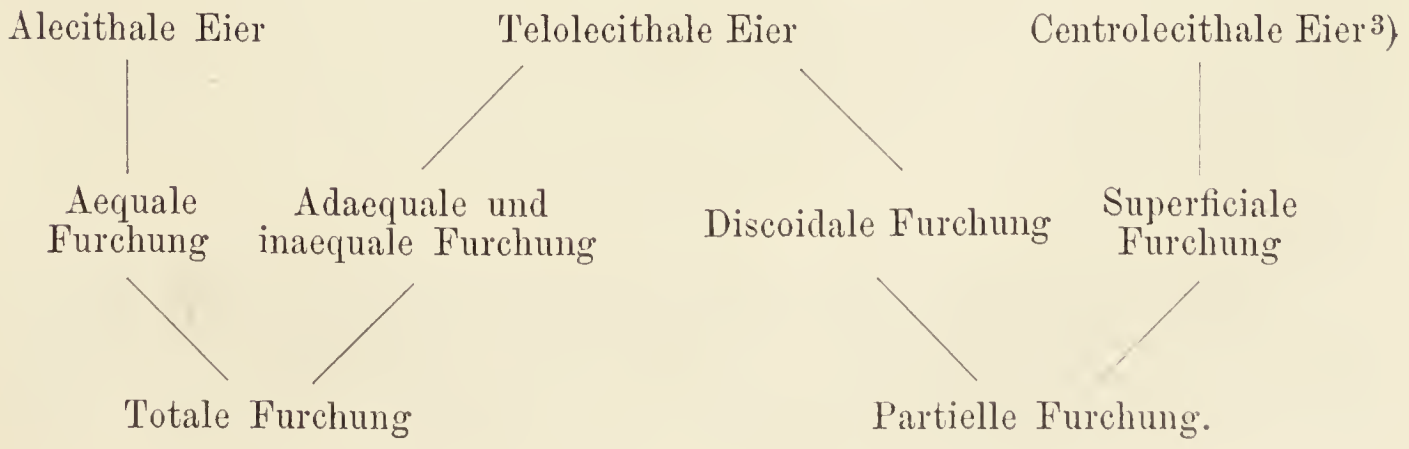
Zwei Stadien der Bildung der Keimscheibe am Vogelei (senkrechte Durchschnitte) nach Duval (Ann. d. sc. nat. Sér. 6. Zool. Tom. 18). a Vorderende, p Hinterende, cs Furchungshöhle, u Urdarmhöhle (Subgerminalhöhle), wd weisser, gd gelber Dotter.

Dabei bildet sich unterhalb der centralen Zellen eine kleine Höhle aus (cs), welche der Furchungshöhle der holoblastischen Eier entspricht. Schon frühzeitig haben auch Theilungen in tangentialer Richtung stattgefunden und während der obere Kern in einer Furchungszelle bleibt, kommt der untere in den ungefurchten Dotter zu liegen [1]). Solche freie Kerne im Dotter sind sowohl in Fig. 48 A wie B sichtbar. Und in den späteren Furchungsstadien findet nun eine lebhafte Abfurchung vom Dotter um diese Kerne statt (Fig. 48 A), wodurch bald der Keim mehrschichtig wird (Fig. 48 B); zugleich

wird dadurch die Furchungshöhle verdrängt; die Höhle, die man in Fig. 48 B unterhalb der Keimschicht sieht und die hinten offen ist, ist eine neugebildete Höhle, die Subgerminalhöhle oder die Urdarmhöhle; während jene zwischen dem späteren äusseren Keimblatt (Ektoderm) und dem sich abfurchenden weissen Dotter lag, liegt diese zwischen dem späteren inneren Keimblatt (Entoderm) und dem weissen Dotter. — In den meisten Fällen der discoidalen Furchung sind solche freie Kerne im Dotter vorhanden, welche bei der Resorption desselben wahrscheinlich eine Rolle zu spielen haben; bei den ebenfalls typische discoidale Furchung aufweisenden Tintenfischen entstehen aber gar keine solchen freien Kerne oder Dotterzellen.

Das Charakteristische für die discoidale Furchung ist somit, dass nur eine kleine Scheibe am oberen (animalen) Pole des Eies an dem Furchungsprocess betheiligt ist, während die grosse Nahrungsdotterkugel sich fast vollkommen passiv verhält (nur in späteren Stadien kann an dem obersten Theil desselben eine Abfurchung stattfinden). Da der Bildungsdotter ursprünglich so klein ist, muss es ja viel Zeit in Anspruch nehmen, bis er den Nahrungsdotter umwachsen und sich einverleiben kann und da es für jeden Organismus (von einzelnen durch ganz besondere äussere Verhältnisse bedingten Fällen abgesehen) von Vortheil ist, seine Embryonalentwicklung schnell durchmachen zu können, so werden die Keimblätter und die wichtigsten Organe angelegt, lange bevor noch das Blastoderm den Dotter umwachsen hat [2]).

Nachdem die Analyse der einzelnen Hauptarten der Furchung zu Ende geführt ist, geben wir ein übersichtliches Schema über die Relationen zwischen den verschiedenen im Vorhergehenden erwähnten Eitypen und den Hauptarten und Unterarten der Furchung:



Es bleibt uns noch übrig, die Vertheilung der verschiedenen Furchungstypen in den Hauptgruppen der Thiere zu untersuchen. Was zunächst die aequale Furchung betrifft, so findet sie sich hauptsächlich unter den Coelenteraten (Hydroiden und Medusen) verbreitet, seltener kommt sie bei den höheren Thieren vor; doch findet sie sich wahrscheinlich bei einigen Süsswasser-Plattwürmern (Tricladen) und bei Schnurwürmern (Lineus), auch bei einigen Crustaceen (z. B. Branchipus). Die adaequale und die inaequale Furchung treten auch bei vielen Coelenteraten (inaequal z. B. bei Rippenquallen) auf; ausgeprägt inaequal ist die Furchung bei den Spongien, vielen Würmern (Meeres-Planarien, Anneliden) Schnecken, Muscheln, Pycnogoniden, einigen Krebsen (z. B. Cirripedien), ferner bei den Neunaugen, Ceratodus, den Amphibien und den Säugethieren; adaequale Furchung zeigen die Eier des Amphioxus und der Echinodermen. Der discoidale Modus ist hauptsächlich verbreitet unter den Wirbelthieren: er kommt hier vor bei Haien und Rochen, bei Knochenfischen, bei Reptilien, Vögeln und wahrscheinlich bei Monotremen, deren Eier, abweichend von allen anderen Säugethiereiern, gross und reich an Nahrungsdotter sind. Unter den Wirbellosen tritt die discoidale Furchung hie und da auf, so vor Allem bei den Tintenfischen, dann bei den Skorpionen, einigen Krebsen (Oniscus, Mysis, Cuma) und bei den Feuerwalzen (Pyrosoma). Die superficiale Furchung endlich beschränkt sich fast ganz auf die Arthropoden (Insekten, Krebsen, Myriopoden, Spinnen), dominiert hier aber vollständig; sie ist hier die typische Furchungsart geworden. Bei einigen Korallenthieren (namentlich Clavularia) findet sich ein Anlauf zu einer superficialen Furchung, indem die ersten Furchen nur sehr seicht sind; erst im Stadium von 16 Zellen werden diese ganz von einander getrennt. Endlich wurde die superficiale Furchung kürzlich unter den Echinodermen (bei Cucumaria glacialis) von Th. Mortensen entdeckt.

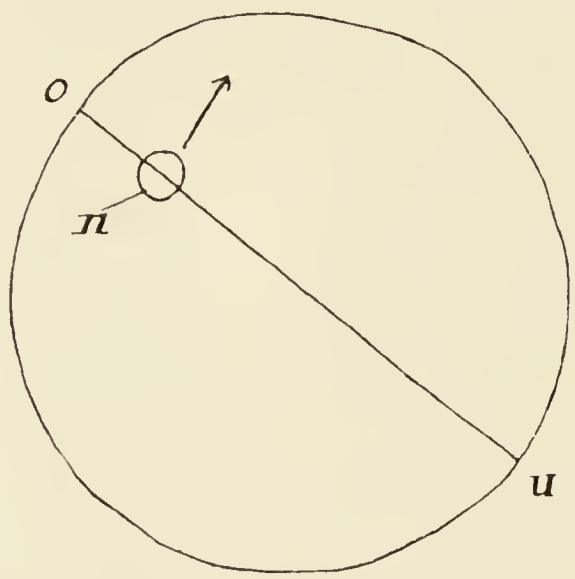
Schon während der Furchung findet ein energischer Stoffwechsel statt: die inaktiven Stoffe, namentlich der Nahrungsdotter, fangen schon an verbraucht zu werden, zu Gunsten der aktiven Stoffe

(Kernsubstanzen, Centrosomen und Bildungsdotter). Es wird dies sehr deutlich, wenn man die Masse dieser Stoffe in einem späten Furchungsstadium mit derjenigen in der reifen und befruchteten, ungefurchten Eizelle vergleicht. Namentlich kann an dem durch Färbungen so deutlich werdenden Chromatin leicht nachgewiesen werden, dass seine Masse während des Furchungsprozesses sehr stark zugenommen hat.

Die Forschungen der neueren Zeit haben sich energisch der Frage zugewandt: welche Momente sind für die Richtung und Aufeinanderfolge der Furchungen des thierischen Eies (sowie der Zelltheilungen überhaupt) massgebend? Die experimentelle Untersuchung dieser Frage wurde von Pflüger inauguriert; er wies nach, dass, wenn man Froscheier in eine Zwangslage bringt, dermassen, dass der obere Pol nicht gerade nach oben, der untere nicht gerade nach unten sieht, die Eiachse also nicht gerade lothrecht steht, sie sich doch in der Weise theilen, dass die beiden ersten Furchen lothrecht stehen. Pflüger zog hieraus den Schluss, dass die Schwere den Verlauf der Furchung beherrsche und hielt diesen Schluss einer starken Generalisation fähig. Dass der Satz eine starke Generalisation nicht verträgt, wurde bald nachgewiesen, indem O. Hertwig hervorhob, dass z. B. an den Eiern der Echinodermen die ersten Furchen alle möglichen Stellungen annehmen können: lothrecht, wagerecht und schräg. Auch zeigte Roux, dass ein langsames Centrifugieren der Froscheier in einem vertikalen Plan die Schwere aufhebt, ohne selbst einstellend auf die Eier zu wirken; dennoch gehen die Theilungen in normaler Weise vor sich. Und dass die Schwere überhaupt keinen unmittelbaren Einfluss auf die Eier ausübt, wird nicht nur hierdurch, sondern auch aus anderen Gründen wahrscheinlich; vielmehr muss der Einfluss der Schwere auf die Theilung des Frosch-Eies als ein mittelbarer, indirekter angesehen werden. Das Auftreten der ersten Furchen ist nämlich von der Lage des Kerns und des ihn umgebenden, aktiven Theils des Plasmas direkt abhängig: im normal gestellten Ei liegen diese Theile nur wenig unterhalb des oberen, schwarzen Pols und desshalb gehen von hier die ersten Furchen aus (vergl. damit, was im vorigen Kapitel über die ein-

seitige Furchung bei Medusen und Rippenquallen gesagt wurde). Der Kern und das umliegende aktive Plasma sind nun die spezifisch leichtesten Theile des Froscheies; desshalb liegen sie bei normaler Stellung des Eies dicht am oberen Pol und desshalb verschiebt sich, wie Born nachwies, bei Stellungsänderungen der Eiachse die Anordnung in der Weise, dass der Kern (mit Umgebung) den Pol der schwarzen Hemisphäre verlässt und dem nun zuoberst gelegenen Punkte des Eies zustrebt (vergl. hierzu Fig. 49.) Wenn er an passender Stelle angelangt ist, folgt aus dieser seiner neuen Lage, dass die ersten Furchen auch hier lothrecht stehen, aber desshalb keine Beziehung zu der Eiachse (der Linie vom schwarzen zum

Fig. 49.



Schema eines in Zwangslage gebrachten telolecithalen Eies. o oberer, u unterer Pol; die Linie, welche sie verbindet, ist die Eiaxe. n Kern; der Pfeil deutet an, wie er die Eiaxe verlässt, um nach dem oberen Theil des Eies sich zu bewegen.

weissen Pol) zu haben brauchen. In dieser Weise ist also die Wirkung der Schwere auf die Furchung solcher Eier zu verstehen: als eine indirekte, mittelbare Beeinflussung; der direkt bestimmende Faktor ist die Lage des Kerns und seiner aktiv-plasmatischen Umgebung. Und eine solche indirekte Einwirkung der Schwere lässt sich nur an solchen telolecithalen Eiern nachweisen, in welchen die Verschiedenheit des spezifischen Gewichts der Bestandtheile genügend gross ist, um eine konstante obere Lage des Kerns zu veranlassen. Die Centrifugalkraft wirkt auf solche Eier in entsprechender Weise, wie die Schwere: wird genügend schnell centrifugiert, so stellen

sich die Eier senkrecht auf die Achse, um welche die Bewegung stattfindet, ein.

Höchst interessant sind auch die Versuche, welche angestellt wurden, um den Einfluss des Druckes in einer bestimmten Richtung auf die Theilung der Eier zu untersuchen. Wird z. B. ein Froschei zwischen zwei Glasplatten gedrückt, so dass es sich abplattet, so stellt sich die erste Kerntheilungsfigur immer parallel zur Ebene der Platten und die erste Furche bildet sich senkrecht auf diese Ebene (meistens zugleich lothrecht auf die Erdoberfläche); die zweite Furche bildet sich aber, falls die Eier mit der Eiachse parallel zu der Ebene der (vertikal gestellten) Platten eingeklemmt sind, in horizontaler Richtung. Hier ist also der Einfluss der Schwere durch die Einführung eines anderen Faktors aufgehoben; die ersten zwei Furchen werden durch die Richtung des Druckes bestimmt. Ebenso kann durch Einsaugen der Eier in vertikal gestellte Glasröhrchen eine grössere oder geringere Abweichung der ersten Furche von der lothrechten Stellung erzielt werden; bisweilen tritt sie hier fast horizontal auf.

Die eben angeführten Thatsachen, sowie die Thatsachen der normalen Furchung des Froscheies hat Pflüger dann durch sein „Princip des gleichen Widerstandes“ und „Princip des kleinsten Widerstandes“ zu erklären versucht. Wenn die Kernspindeln bei den ersten Theilungen des Froscheies sich unter normalen Verhältnissen horizontal stellen, so sollte das eine Folge davon sein, dass der Kern, wenn er sich zur Spindel streckt, nur in dieser Richtung überall den gleichen Widerstand findet; dass die Kernspindeln sich bei der dritten Furchung vertikal stellen, wäre dagegen eine Folge des Princips des kleinsten Widerstandes, indem der Druck von den Nachbarzellen jetzt der Streckung der Kernspindel den grössten Widerstand entgegensetzt. Und wenn das unter einem in einer bestimmten Richtung wirkenden Druck befindliche Ei sich in der Richtung des Druckes theilt, so sollte das seinen Grund haben darin, dass die Kernspindel sich nach der Richtung ausbildet, in welcher sie den geringsten Widerstand findet. Später hat Braem näher auszuführen versucht, wie diese zwei Principien des gleichen und des kleinsten Widerstandes sich gegenseitig unterstützen oder be-

kämpfen und dadurch die Erscheinungen der Furchung bedingen. Allein diese Prinzipien reichen bei Weitem nicht aus, um die übergrosse Mannigfaltigkeit der Furchungserscheinungen zu erklären, ja sie verstossen hie und da gegen die Thatsachen derselben. — Etwas allgemeinere Geltung dürfte O. Hertwig's Erklärung für die Richtungen der Zelltheilungen und Furchungen haben. Dieser Forscher hat als Regeln aufgestellt: dass in einem kugligen Ei, in welchem Protoplasma und Dotter gleichmässig vertheilt sind, die Achse der central gelegenen Kernspindel mit der Richtung eines beliebigen Radius, dagegen in einem ovalen Ei nur mit dem längsten Durchmesser zusammenfalle, dass in einer kreisrunden Protoplasmascheibe sich die Spindelachse parallel zur Scheibenoberfläche in einem beliebigen Durchmesser, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur in dem längsten Durchmesser einstelle. Diese Regeln treffen in der That für die allermeisten Furchungen und Zelltheilungen zu, doch nicht für alle, und sie erklären nicht die vielfachen Variationen in den Fällen, wo Protoplasma und Dotter ungleich vertheilt sind und wo der Kern eine excentrische Lage hat. Warum bedingt z. B. die excentrische Lage des Kerns in dem Froschei anfangs gleiche Theilungen, im kugligen Ei der Muschel und vieler anderer Thiere so höchst ungleiche Theilungen? Und selbst für alle gleichen Zelltheilungen bei centraler Lage des Kerns treffen die Regeln nicht zu. Eine Konsequenz der Lehre ist die, dass die Achsen zweier auf einander folgenden Theilspindeln (von Mutterzellen und Tochterzellen) nie mit einander identisch sein dürfen, wenn in den Tochterzellen die Achse, welche in der Richtung der früheren Hauptachse der Mutterzelle liegt, in Folge der Theilung der Mutterzelle die kürzere geworden ist. Nun giebt es aber Fälle, in welchen in der That die Theilungen von Mutter- und Tochterzellen in genau derselben Richtung stattfinden, trotzdem in den Tochterzellen die Achse, welche in der Richtung der früheren Hauptachse der Mutterzelle liegt, in Folge der Theilung der Mutterzelle die kürzere geworden ist. Als Beispiel führe ich die Aufeinanderfolge der mit so grosser Regelmässigkeit vor sich gehenden Theilungen in der äusseren Schicht des Keimstreifens einiger Crustaceen an. Hier finden die Zelltheilungen während einer langen Periode alle nur in

einer Richtung statt: die Kernspindeln stellen sich nämlich alle parallel zur Längsachse des Embryos und die Theilungsebenen stehen demgemäss alle quer (vergl. Fig. 50). Die zwei aus einer Zelltheilung hervorgehenden Tochterzellen sind also immer in der Richtung von vorn nach hinten stark abgeplattet und nichtsdestoweniger findet die nächste Theilung in ganz derselben Richtung statt, wie diejenigen, durch welche sie selbst entstanden. Die Zellen wachsen nur in der Weise, dass ihr Längsdurchmesser dem Querdurchmesser ziemlich gleich wird und dann tritt die Theilung ein.[5]) Ein ähnliches Verhalten dürfte auch für die Theilung der Zellen vieler einfacher Cylinderepithelien anzunehmen sein.

Fig. 50.

Stück des Keimstreifens von Mysis (halbschematisch). Die Zellen sind in regelmässigen Längs- und Querreihen angeordnet; drei Mitosen sind sichtbar. In den Querreihen schreiten die Theilungen von innen nach aussen fort, so dass eine Querreihe mediad in zweie zerlegt wird. Durch Bindezeichen ist in der mediad gelegenen Zellreihe die Zusammengehörigkeit der Zellen (als Tochterzellen einer Mutterzelle) angedeutet.

Ueberlegt man sich nun dies Alles und berücksichtigt man die vielen Variationen, unter welchen der Furchungsprozess auftritt, sowie die eigenthümlichen Zellknospungen, wie sie sich z. B bei den einzelligen Organismen und an den unten näher zu besprechenden Teloblasten darbieten, so muss der Schluss sich aufdrängen, dass so einfach mechanische Momente — wie die von Pflüger und Hertwig hervorgehobenen — für die Richtungen der Furchung und Zelltheilung nicht absolut bestimmend sind. Sie können zwar — namentlich in der von Hertwig gegebenen Fassung — als Regeln gelten, die sich meistens als zutreffend erweisen, weil meistens die Verhältnisse so liegen, dass die Zellen sich den einfachsten mechanischen Verhältnissen zweckentsprechend unterordnen können. Aber

wenn es die allgemeine Entwicklung des embryonalen Körpers anders verlangt, vermag die Organisation der Zellen vielfach die Widerstände zu überwinden und ihre Theilungen nach anderen als den einfachst möglichen Principen auszuführen. Man wird somit zu dem Ergebniss geführt, dass das eigentlich Massgebende, das eigentlich Bestimmende für die Richtung der Zelltheilungen die Organisation der Zelle selbst und ihre Beziehungen zu den umliegenden Theilen und zu dem Ganzen ist. Gewöhnlich schmiegen sich dabei die Zellen den einfachsten mechanischen Verhältnissen an, vermögen aber unter Umständen (wenn das Ganze es fordert) sich auch anders zu verhalten. Dieses Ergebniss kann zwar wenig befriedigen, weil es auf uns noch unbekannte Kräfte zurückgeht; aber die obigen Ueberlegungen führen nothwendig zu diesem Schlusse.[6])

Anmerkungen.

[1]) In einigen Fällen wurde ja nachgewiesen, dass die freien Kerne im Dotter (Merocyten) auch von überzähligen Spermatozoën, welche nicht zur Kopulation mit dem Eikern gelangen, abstammen können. Dies ist aber sicher nicht der Fall mit allen Merocyten.

[2]) Aus der grossen Litteratur über die Furchung sei hier nur auf folgende Monographien verwiesen: Selenka (Echinodermen), Studien zur Entw.-Gesch. d. Thiere. Heft 2. 1883. — Whitman (Clepsine), Quart. journ of micr. sc. Vol. 18. 1878. — Wilson (Nereis), Journ. of Morph. Vol. 6. 1892. — Veidovský (Rhynchelmis und Lumbricus), Entwicklungsgesch. Untersuchungen. 1888—92. — Rabl (Planorbis), Morphol. Jahrb. Bd. 5. 1879, auch (Unio), Jenaische Zeitschr. Bd. 10. 1876. — Vialleton (Sepia), Ann. d. sc. nat. Sér. 7 (Zool.) Tom. 6. 1888. — Kölliker, Entw.-Gesch., 2. Auflage, I. 1876. — Duval (Vogelei), Ann. d. sc. nat. Sér. 6 (Zool.), Tom. 18. — K. Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus, I. 1889. — Grobben (Moina), Arb. a. d. zool. Inst. Wien. Bd. 2. 1879. — F. E. Schulze (Sycandra), Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25, Suppl. 1875. — Fol (Geryoniden), Jenaische Zeitschr. Bd. 7. 1873. — Metschnikoff, Embr. Studien an Medusen. 1886. — A. Agassiz (Ctenophoren), Mem. of the Amer. Acad. Vol. 10. 1874.

[3]) Das Ei der Rippenquallen und einiger Medusen wird ja gewöhnlich als centrolecithal (mit flüssigem oder halbflüssigem Nahrungsdotter) betrachtet. Ist diese Auffassung richtig, so giebt es also auch centrolecithale Eier mit inaequaler, ja mit aequaler Furchung.

[4]) Vergl. hierzu Pflüger, Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 31, 32, 34. 1883—84. — O. Hertwig, Untersuch. z. Morph. u. Phys. d. Zelle. Heft 2. 1884; auch: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893. — Born, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24 und Anat. Anz. Bd. 8. 1893. — Driesch, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. — Roux, Verh. d. anat. Gesellsch. in Wien 1892 u. m. andere Abhandl. — Ziegler, Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Strassburg 1894.

[5]) Näheres hierüber in meinen Arbeiten über Mysis und Gammarus in Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Ontog. Bd. 6—7. 1893. — Vergl. auch M. Heidenhain, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.

[6]) Interessant sind die Versuche von J. Loeb (Journ. of Morphol. Vol. 7. 1892), durch welche es ihm gelang, eine normaler Weise totale (adaequale) Furchung in einen dem superficialen ähnlichen Modus umzuwandeln. Er setzte eben befruchtete Seeigeleier in Seewasser, das mit 2% Chlornatrium versetzt war. Sie furchten sich hier nicht; aber es fanden Kerntheilungen im Innern statt und zwar war die Kerntheilung fast ebenso lebhaft, wie bei in normalem Seewasser gehaltenen Eiern. Wurden nun die Eier aus dem konzentrierten Seewasser in gewöhnliches zurückversetzt, so theilten sie sich nach kurzer Zeit auf einmal in eine grössere Anzahl Furchungskugeln (je nach der Länge des Aufenthalts im konzentrierten Seewasser zerfielen sie auf einmal in 4, 8, 16 oder eine noch grössere Anzahl von Zellen). Der Versuch wird von Morgan, der ihn wiederholt hat, (Anat. Anzeiger, Bd. 9, 1894) in etwas anderer Weise gedeutet.

VII

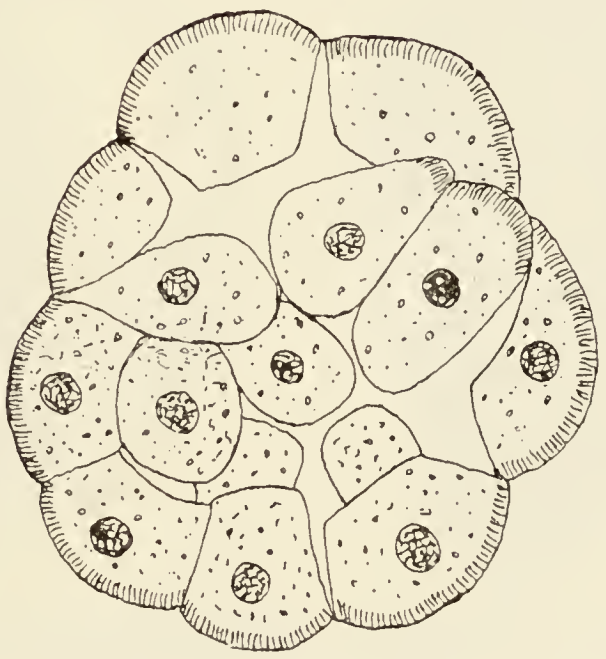
Bildung der Keimblätter (Ektoderm und Entoderm) — Verschiedene Modi dieses Vorganges: Immigration, Delamination, Invagination (und Epibolie) — Planula, Diblastula, Gastrula —

Die erste Entwicklung des befruchteten Eies bestand darin, dass es sich durch den Furchungsprozess in eine Anzahl gleichartiger oder mehr oder weniger ungleichartiger Zellen, Furchungskugeln, zerlegte; aus dem Furchungsprozess resultierte in den einfacheren Fällen eine sehr einfache Embryonalform: eine Blastula oder eine Morula oder eine Plakula u. dergl. Die nächsten Stufen der Entwicklung bezwecken die Bildung der zwei ersten Embryonalorgane, der Grundorgane oder der Keimblätter: das zellige Material des Embryos ordnet sich in bestimmte Schichten oder Blätter an, aus welchen durch weitere Differenzierung die Gewebe und Organe des Körpers hervorgehen. Man darf sich nun die Sache nicht so vorstellen, als seien die Furchung und die Bildung der Keimblätter immer zwei ganz deutlich von einander gesonderte Vorgänge; im Gegentheil: in vielen, vielleicht in den meisten Fällen lässt sich kein bestimmter Moment der Entwicklung nachweisen, von dem man sagen könnte: hier endigt die Periode der Furchung und hier fängt diejenige der Keimblätterbildung an. Oft hat die Sonderung in Keimblätter schon in ziemlich frühen Furchungsstadien ihren Anfang genommen; die oft sehr frühzeitig auftretenden Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Furchungskugeln haben meistens eine Beziehung zu der Differenzierung der Keimblätter. In vielen Fällen ist man indessen im Stande, die zwei Vorgänge ziemlich gut auseinander zu halten und von solchen Fällen müssen wir, da sie am

klarsten und übersichtlichsten sich darbieten, unseren Ausgangspunkt nehmen. Auch hier sind es die alecithalen Eier, welche — wie bei der Furchung — die einfachsten Verhältnisse aufweisen.

Wir können drei Hauptmodi der Keimblätterbildung unterscheiden. Erstens kann sie durch Einwanderung (Immigration) von Zellen in die Furchungshöhle, zweitens durch Abspaltung (Delamination), drittens durch Einstülpung (Invagination) oder durch Umwachsung (Epibolie) stattfinden. Alle diese Modi führen zu demselben Ziel: zu der Bildung zweier Schichten oder Keimblätter, eines äusseren (des Ektoderms oder Epiblasts) und eines inneren (des Entoderms oder Hypoblasts).

Fig, 51.

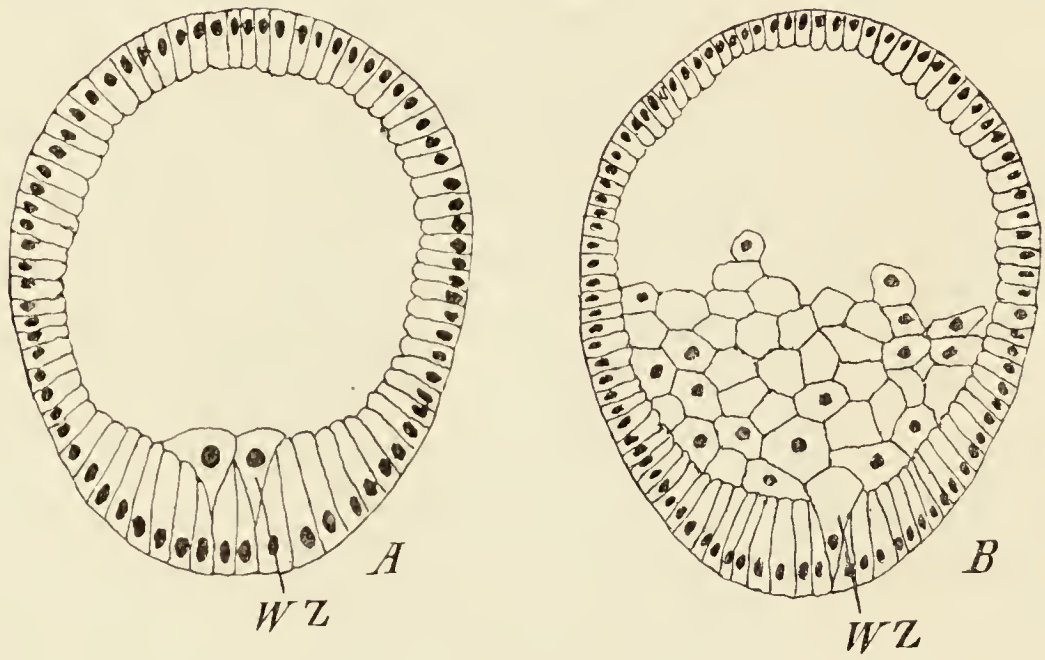


Entwicklungsstadium des Eies einer Meduse (Aeginopsis mediterranea) nach Metschnikoff (Embryolog. Studien an Medusen. Wien 1886) im optischen Durchschnitt. Jederseits sind Zellen im Begriff sich von der Oberfläche in die Furchungshöhle hinein zu verschieben. Im Innern sind schon mehrere Zellen (Entodermzellen) vorhanden; die Furchungshöhle ist fast verdrängt.

Die Bildung der Keimblätter durch Einwanderung von Zellen in die Furchungshöhle findet sich hauptsächlich bei den Coelenteraten. Wenn eine typische, aus mehr oder weniger Zellen bestehende Blastula gebildet ist, setzt sich das Epithel der Blastula (das Blastoderm) ursprünglich aus ziemlich gleichartigen Zellen zusammen, welche alle etwa gleich weit nach aussen und nach innen reichen. Bald aber fangen einzelne Zellen an, sich nach innen zu verschieben: ihr Protoplasma sammelt sich an der Innenfläche, dicht an der Furchungshöhle an,

sodass sie bald nur durch einen feinen, dünnen Fortsatz die Oberfläche erreichen; indem das immer weiter geht, werden sie gänzlich von der Oberfläche abgeschlossen und senken sich zwischen die Basen der umliegenden Blastodermzellen hinein, sodass sie schliesslich ganz in die Furchungshöhle zu liegen kommen. Man kann zwei Unterformen dieses Einwanderungsprozesses unterscheiden: bei der einen (Fig. 51) findet die Einwanderung von jeder beliebigen Stelle des Blastoderms aus statt; bei der anderen geht die Einwanderung der Zellen nur an einem bestimmten, dem hinteren Pol der schwimmenden Blastula vor sich (Fig. 52 A—B). Erstere wird als multipolare,

Fig. 52 A, B.

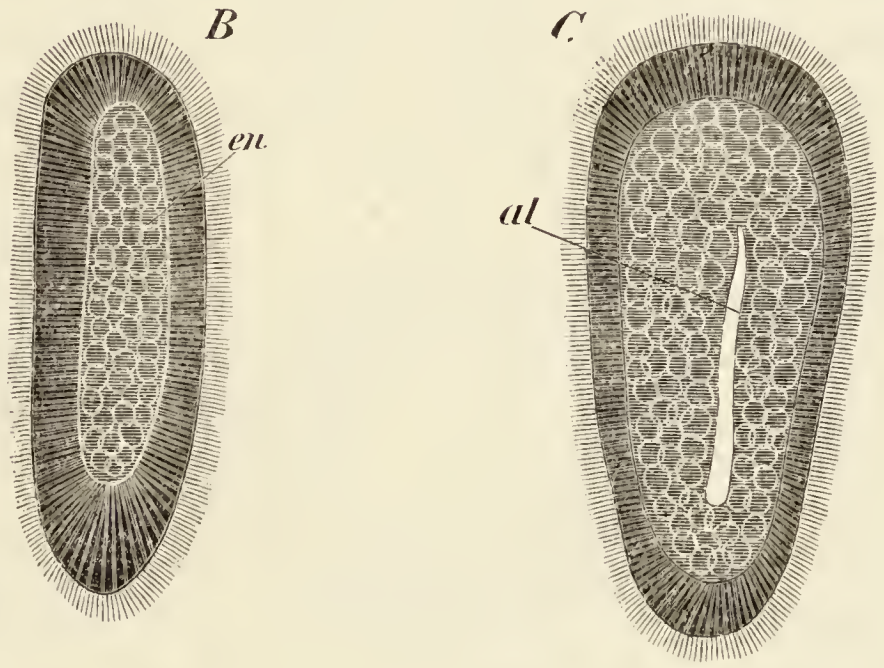


Zwei Entwicklungsstadien des Eies einer Meduse (Octorchis Gegenbauri) nach Metschnikoff a. a. O. A Blastula, B älteres Stadium. wz einwandernde Zellen.

letztere als hypotrope Immigration bezeichnet. Erstere kommt wohl nur bei Coelenteraten vor, letztere wohl auch hie und da bei höheren Thieren. In dem Stadium Fig. 52 A hat der Vorgang eben angefangen, in B ist er viel weiter gediehen und durch die grosse Zahl der eingewanderten Zellen ist etwa die Hälfte der Furchungshöhle ausgefüllt. Sowohl die multipolare, als die hypotrope Einwanderung führt schliesslich zum völligen Schwund der Furchungshöhle und das Ergebniss ist etwa eine Larvenform, wie die in Fig. 53 A dargestellte: die frühere Furchungshöhle ist durch das völlig kompakte, innere Keimblatt (Entoderm) ausgefüllt; von demselben ist das äussere Keimblatt (Ektoderm) als hohes Epithel voll-

kommen scharf abgegrenzt. Das Entoderm wurde also hier gebildet durch einfache Einwanderung von Zellen, ohne dass dabei paratangentiale (perikline) Zelltheilungen auftraten. Eine solche Larve, wie die in Fig. 53 dargestellte, zweiblättrig, aber mundlos, mit dem Entoderm überall vom Ektoderm umschlossen, wird als Planula bezeichnet. Dieselbe braucht nicht immer ein — wie es bei der abgebildeten Larve der Fall ist — wimperndes Ektoderm zu haben; die Entodermzellen sind bisweilen (bei den Gattungen Lucernaria, Aglaura) in eine einfache Reihe geordnet. — Später (Fig. 53 B) entsteht im Innern ein überall vom Entoderm begrenzter

Fig. 53 B, C.



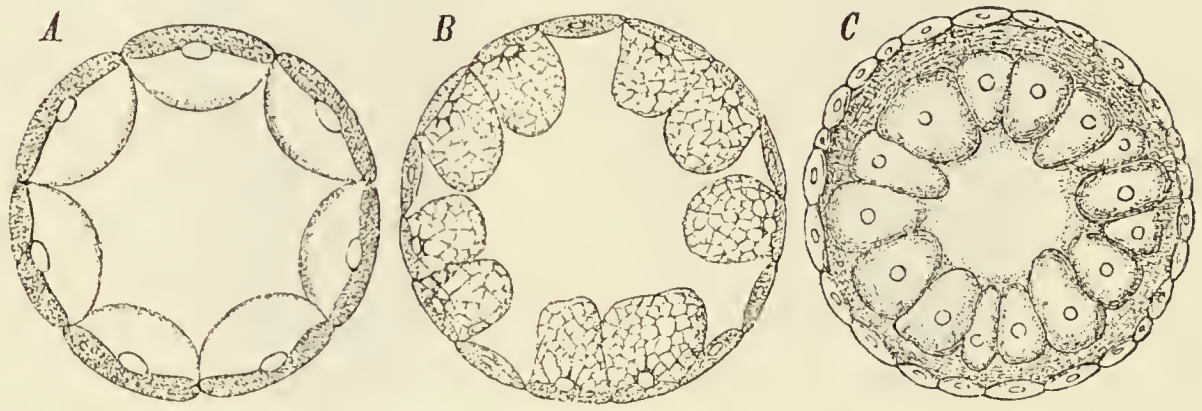
Jüngere und ältere Planula einer Campanularie nach Kowalevsky aus Balfour's Handbuch. en Entoderm, al Urdarmhöhle.

Hohlraum, die Darmhöhle, und sehr spät, erst nachdem die Larve sich festgesetzt und in einen Polypen umgebildet hat, bricht der Mund durch, indem sowohl die Ektoderm- als auch die Entodermzellen an einer bestimmten Stelle auseinander weichen, sodass ein Eingang in die Darmhöhle gebildet wird.

Der zweite Hauptmodus der Keimblätterbildung, die Abspaltung oder Delamination kommt auch wahrscheinlich nur bei Coelenteraten vor; wenn auch hier und da Angaben über Keimblätterbildung durch Abspaltung bei höheren Thieren vorliegen, sind dieselben wohl auf ungenaue Beobachtungen zurückzuführen. In sehr typischer Weise wird die Keimblätterbildung durch Delamination

bei einer Quallenfamilie, den Geryoniden beobachtet. Das Ei besteht hier aus zwei concentrisch um einander geschichteten Substanzen, einem äusseren, dichten, körnigen Protoplasma (Ektoplasma) und einer inneren spongiösen Masse (Entoplasma), in welcher das körnige Protoplasma nur sparsam in der Form eines Netzwerkes vorhanden ist; in die Maschenräume des Netzes sind klare Kugeln eines flüssigen oder halbflüssigen Nahrungsdotters eingelagert; das Ei ist also centrolecithal. Die Furchung eines solchen Eies findet nach dem aequalen Modus statt: es werden zunächst zwei, dann vier, acht, sechszehn und schliesslich zweiunddreissig Zellen von gleicher Grösse und Beschaffenheit gebildet, welche um eine geräumige Furchungshöhle angeordnet sind; jede Furchungszelle besteht noch immer aus denselben zwei Substanzen (Ekto- und Entoplasma), welche im Ei vorhanden waren (Fig. 54 A). Nach Fol soll nun die Keim-

Fig. 54 A—C.



Drei Entwicklungsstadien von Geryonia nach Fol aus Claus (Lehrb. d. Zool.)

blätterbildung mit grosser Regelmässigkeit vor sich gehen; jede Zelle soll durch eine schräge Theilebene in zwei sehr ungleiche Tochterzellen getheilt werden, in der Art, dass die Hälfte der Tochterzellen aus Ektoplasma und Entoplasma, die andere Hälfte dagegen allein aus Ektoplasma besteht (Fig. 54 B). Bei der folgenden Theilung würden nun nur die Zellen der ersten Kategorie jede in zweie gespalten: eine äussere ektoplasmatische und eine innere, entoplasmatische; so entstände eine eigenthümliche Embryonalform, eine allseitig geschlossene, aus zwei Zellschichten bestehende Hohlkugel: die äussere Zellschicht ist platter und besteht aus 64, die innere ist höher und besteht aus 32 Zellen. Jene ist das Ektoderm, diese das Entoderm (Metschnikoff hat in allem Wesentlichen die Darstellung Fol's

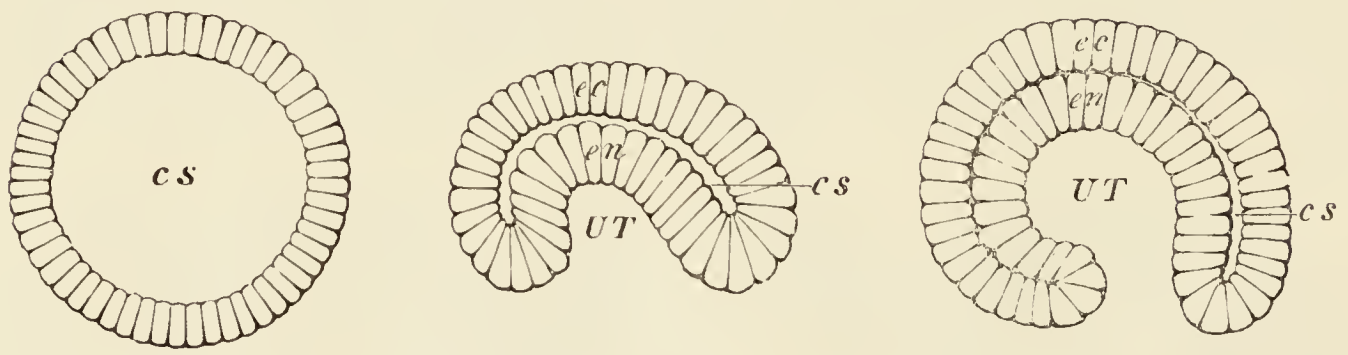
bestätigt, doch soll der Vorgang der Abspaltung nicht allein in einem bestimmten Stadium stattfinden, auch soll er schon früher anfangen). Nachdem nun die Anzahl der Zellen beider Schichten bedeutend zugenommen hat und nachdem sich zwischen sie eine homogene Substanz (die Anlage der Gallerte der Medusenglocke) abgelagert hat, wie in Fig. 54 C abgebildet, entsteht an einer Stelle der Oberfläche eine Oeffnung, indem hier die Zellen, sowohl der äusseren wie der inneren Schicht auseinanderweichen; dadurch wird der innere, vom Entoderm umschlossene Hohlraum mit dem umgebenden Medium in Verbindung gesetzt. Die in der erwähnten Weise entstehende Oeffnung ist der Mund der Meduse; indem derselbe durchbricht, wird die Furchungshöhle zur Darmhöhle; die Furchungshöhle wird also hier nicht verdrängt, sondern persistiert als Darmhöhle. Eine Embryonalform wie Fig. 54 C — bei welcher noch keine Mundöffnung vorhanden ist — kann als Diblastula bezeichnet werden.

Eine ganz scharfe Grenze zwischen den beiden Modi der Immigration und der Delamination kann nicht gezogen werden. Bisweilen (bei einigen Medusen) finden nämlich in derselben Blastula, neben einfacher Einwanderung von Elementen ohne Theilung auch paratangentiale Zelltheilungen, also Abspaltung von Zellen statt.

Der dritte Modus der Keimblätterbildung durch Einstülpung (Invagination) oder durch Umwachsung (Epibolie) hat die bei Weitem grösste Verbreitung im Thierreich. Er findet sich bei allen höheren Thierstämmen vertreten und die oft sehr schwer zu deutenden Verhältnisse der Keimblätterbildung bei grossen, nahrungsdotterreichen Eiern lassen sich von ihm ableiten. Am einfachsten gestaltet sich der Vorgang bei kleineren, alecithalen Eiern, und den Typus eines solchen liefert uns dasselbe Thier, dessen Furchung in einem früheren Kapitel geschildert wurde: Lineus gesserensis. Aus der Furchung ging ja eine typische Blastosphaera hervor, welche aus einer Schicht hoher Cylinderzellen, um eine anfangs ziemlich enge Furchungshöhle gelagert bestand. Nach und nach, während die Anzahl der Zellen zunimmt, werden dieselben niedriger und die Furchungshöhle vergrössert sich (Fig. 55 A, vergl. damit Fig. 34, 5). Der nächste bei dieser ganz regulären Blastosphaera sich abspielende

Vorgang besteht darin, dass sich die eine Seite des Blastoderms allmählich abplattet und sich nach und nach in die entgegengesetzte Hälfte einstülpt (Fig. 55 B). Indem dieser Einstülpungsvorgang immer weiter fortschreitet, entsteht, wie ersichtlich, eine ganz andere Embryonalform, als die ursprünglich einschichtige, allseitig geschlossene Blastosphaera: eine Form (Fig. 55 C) aus zwei Zellschichten (ec und en) bestehend, welche einen neugebildeten Hohlraum (UT) umschliessen; dieser Hohlraum ist nicht allseitig geschlossen, sondern hat an einer Stelle eine Oeffnung, der Seite entsprechend, von welcher die Einstülpung ausging. Die ursprüngliche Baer'sche Höhle (cs) ist hier so gut als vollkommen ver-

Fig. 55 A—C.



A B C

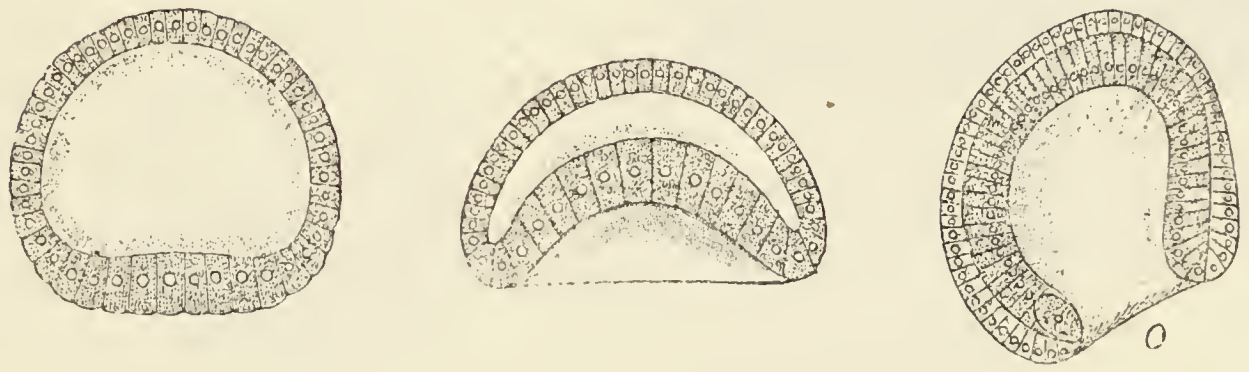
Aeltere Blastosphaera, jüngere und ältere Gastrula von Lineus Gesserensis nach Barrois a. a. O. cs Furchungshöhle, UT Urdarm, ec Ektoderm, en Entoderm.

schwunden, indem die beiden Hälften des Blastoderms (ec und en) sich ganz dicht aneinander gelegt haben. Diese eben geschilderte sehr einfache und wichtige Embryonalform wird als Gastrula bezeichnet, der neugebildete Hohlraum als die Urdarmhöhle und seine Oeffnung als Urmund, Gastrulamund oder Blastoporus; die zwei epithelartigen, die Gastrula bildenden Zellschichten sind natürlich die Keimblätter oder Keimschichten, Ektoderm und Entoderm, welche sich hier gleich von Anfang an als die zwei Primitivorgane zeigen: als die primitive Haut und der primitive Darm, der Urdarm (Archenteron).

In dem eben betrachteten Falle — der als Prototyp der Gastrulabildung gelten kann — sind die Zellen des Ektoderms und des Entoderms im Gastrulastadium fast völlig gleich ausgebildet[1]); sie sind alle sehr reich an Nahrungsdotter und erst später nehmen sie

verschiedenartige Beschaffenheit an. Solche Gastrulae (Archigastrulae, Haeckel) gehen immer aus Eiern hervor, welche eine reguläre Furchung durchmachten; es ist leicht einzusehen, dass eine aus einer Amphiblastula nach einer adaequalen oder inaequalen Furchung hervorgegangene Gastrula anders beschaffen sein muss; hier müssen ja die Zellen des Ekto- und Entoderms gleich von Beginn an verschiedenartig ausgebildet sein (eine solche Form wird Amphigastrula genannt). Ein paar Fälle seien als Beispiele angeführt. Der oben geschilderten Bildungsweise schliessen sich zunächst solche Typen an wie Amphioxus, dessen Eifurchung nur kleine Unterschiede zwischen den Zellen der animalen und der vegetativen Häfte aufwies; Fig. 56 A—C zeigt eine grosse Uebereinstimmung mit Fig. 55 A—C; nur sind schon im Blastosphaerastadium die Zellen am vegetativen

Fig. 56 A—C.



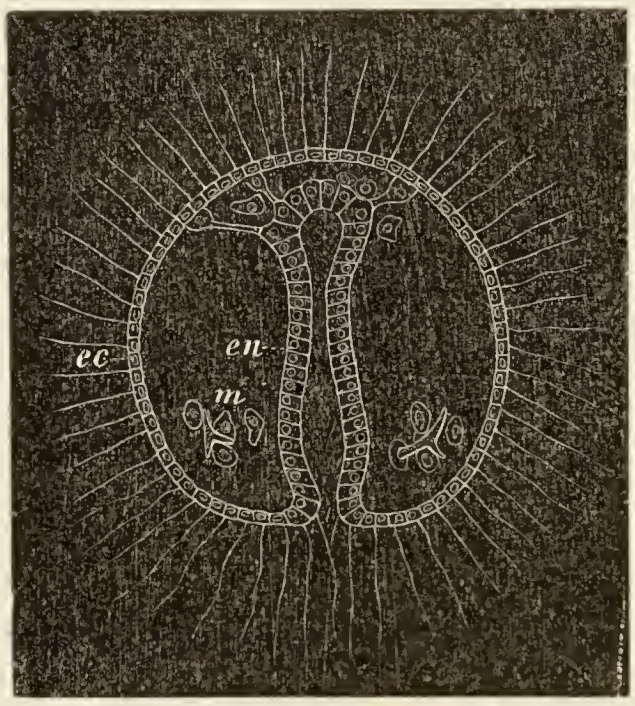
A B C

Blastosphaera, jüngere und ältere Gastrula von Amphioxus nach Hatschek aus Claus (Lehrb. d. Zoologie).

Pol grösser und noch ausgesprochener tritt der Unterschied im Gastrulastadium hervor. Aehnlich sind die Verhältnisse bei den Echinodermen (Fig. 57); indessen treten hier wieder andere Unterschiede auf. Der Urdarm ragt nämlich, von dem einen Ende der ovalen Larve entspringend, als schmales Rohr in die Furchungshöhle hinein und ist durch dieselbe weit von dem Ektoderm getrennt; die Furchungshöhle persistiert also hier. Zugleich haben sich schon, bevor noch die Einstülpung des Urdarms stattfand, Zellen von dem Blastoderm abgelöst und sind in die Furchungshöhle eingewandert, wo sie theils als Wanderzellen (Phagocyten) sich weiter vermehren und wohl auch mit der Absonderung einer die Furchungshöhle ausfüllenden Gallerte vertraut sind, theils die Skeletttheile der Larve

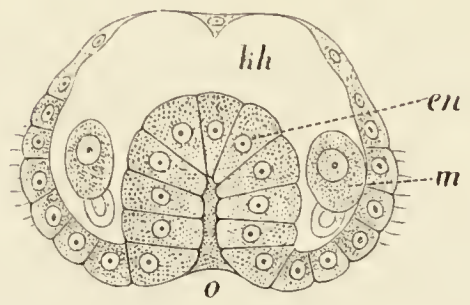
abscheiden. — Auch aus der Amphiblastula von Planorbis, deren Furchung oben geschildert wurde, geht eine typische Amphigastrula hervor (Fig. 58); auch hier stülpt sich die vegetative, aus ansehnlichen gelben Zellen bestehende Blastodermhälfte als ein kurzes Rohr ein; hier persistiert übrigens, wie bei den Echinodermen, die Furchungshöhle und etwa gleichzeitig mit der Einstülpung des Urdarms verschiebt sich jederseits eine Zelle von der Oberfläche in die Furchungshöhle hinein, sich bald darnach in zweie theilend.

Fig. 57.



Gastrula eines Seeigels nach Selenka (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33). ec Ektoderm, en Entoderm, m in die Furchungshöhle eingewanderte „Mesenchymzellen".

Fig. 58.



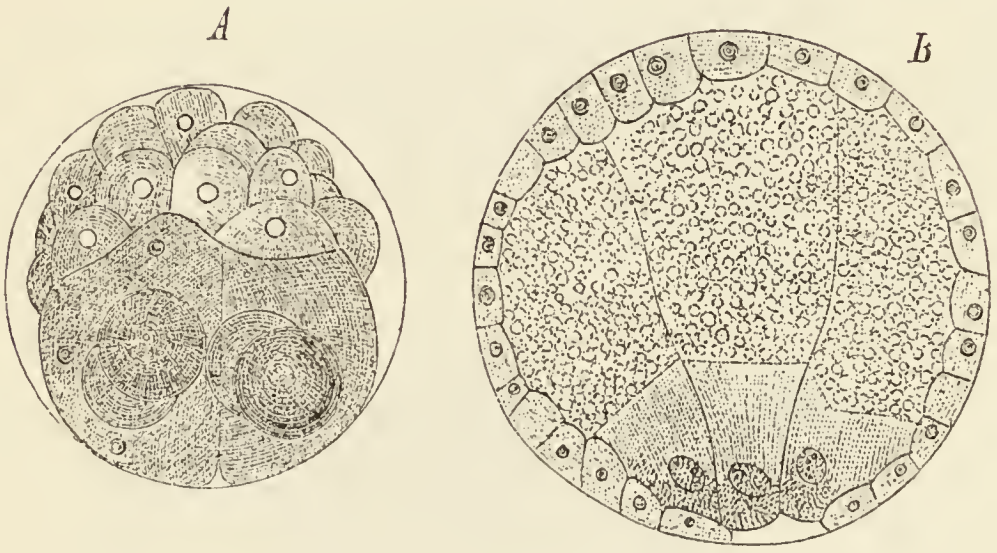
Gastrula von Planorbis nach Rabl a. a. O. kh Furchungshöhle, o Blastoporus, en Entoderm. Jederseits die zwei „Urmesodermzellen" und die zwei vor diesen gelegenen Urnierenzellen (m).

Die Gastrulaform kann entweder radial gebaut sein, also nur eine Hauptachse erkennen lassen (z. B. bei den Medusen, die sich mittels einer Gastrula entwickeln) oder es ist ihr, wie bei den meisten bilateralen Thieren, schon der Stempel der Bilateralität aufgedrückt; man kann also an ihr drei Hauptebenen unterscheiden. Die Gastrula von Amphioxus ist (um nur ein Beispiel anzuführen) dorsoventral abgeplattet; es lässt sich also schon an ihr oben und unten, rechts und links, vorn und hinten unterscheiden (der Blastoporus bezeichnet das Hinterende, die Rückenseite ist mehr abgeplattet, als die Bauchseite (Fig. 56 C.)

In den bisher betrachteten Fällen der Gastrulabildung, in welchen der Nahrungsdotter nicht besonders mächtig entwickelt war, stülpen sich die Entodermzellen also gleich von Anfang an als ein hohles Rohr ein; die Gastrulabildung oder Gastrulation findet durch Invagination (oder Embolie) statt. Ist aber — in telolecithalen

Eiern — die Masse des Nahrungsdotters bedeutender, so werden die grösseren Furchungskugeln (Makromeren) nur in eine sehr geringe Anzahl Zellen zerlegt, und diese stülpen sich dann nicht, zusammen eine Röhre bildend, ein, sondern sie bilden eine gänzlich solide Masse, welche nach und nach von den kleineren Zellen umwachsen wird, indem sie sich an ihrer Oberfläche ausbreiten. In solchen Fällen ist also von Anfang an (in dem Gastrulastadium) kein röhrenförmiger Urdarm, sondern nur eine solide Masse von wenigen, grossen Entodermzellen vorhanden; erst später, wenn sich die grossen Zellen in mehrere kleine zerlegt haben, bildet sich in ihrer Mitte ein Hohlraum, das Lumen des Urdarms. Man nennt jenen Vorgang

Fig. 59 A, B.



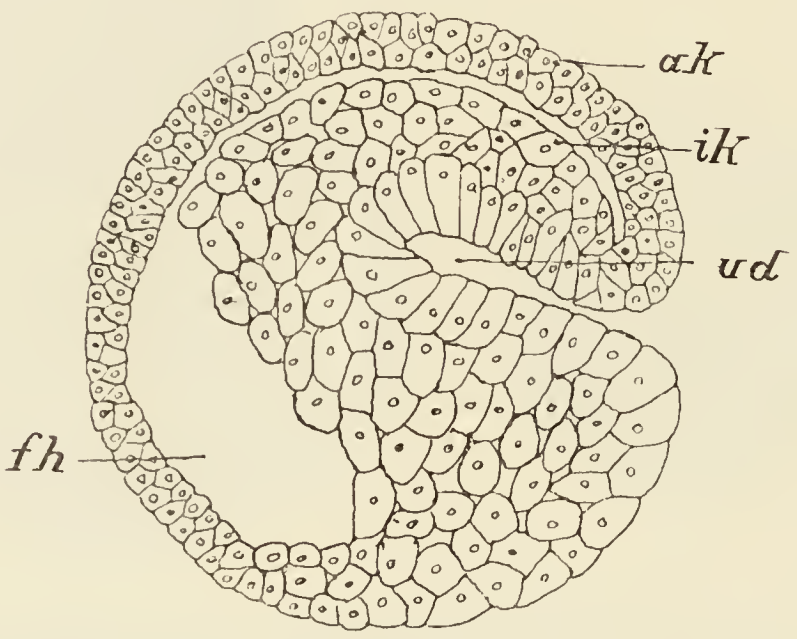
Furchungsstadium (A) und Gastrula von Bonellia nach Spengel (Mitth. zool. Stat. Neapel. Bd. 1). A Flächenansicht, B Durchschnitt.

den epibolischen Modus der Gastrulation; übrigens ist die Epibolie nur eine durch die Masse des Nahrungsdotters verursachte Modifikation der Invagination. Eine sehr typische Gastrulation durch Epibolie findet sich bei einer eigenthümlichen — der Echiuriden-familie angehörigen — Wurmform Bonellia (Fig. 59 A—B). A ist ein späteres Furchungsstadium: die kleineren Ektodermzellen haben sich schon ein gutes Stück über die Oberfläche der vier grossen Entodermzellen ausgebreitet; in B ist der Umwachsungsprozess schon so weit gediehen, dass wir die epibolische Gastrula vor Augen haben; nur der Blastoporus ist unbedeckt vom Ektoderm (die vier Entoderm-zellen haben sich gar nicht vermehrt; in dem abgebildeten Schnitt

sind drei derselben sichtbar). Ganz ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei der in einem früheren Abschnitte erwähnten opistobranchiaten Kiemenschnecke, Akera bullata; nur ist hier die Zahl der Entodermzellen bei der Gastrulation auf zwei reduziert.

Sehr eigenthümlich gestalten sich die Verhältnisse bei der Gastrulation der dotterreichen Wirbelthiereier. Bei den Amphibien ging ja aus der inaequalen Furchung eine mehrschichtige Amphiblastula hervor (mit kleineren Zellen am oberen, grösseren am unteren Pole). Die Einstülpung findet hier in der aequatorialen Ebene statt[2]), wo kleinere und grössere Zellen aneinander grenzen, sodass die dorsale Urmundlippe aus kleineren, die ventrale aus

Fig. 60.



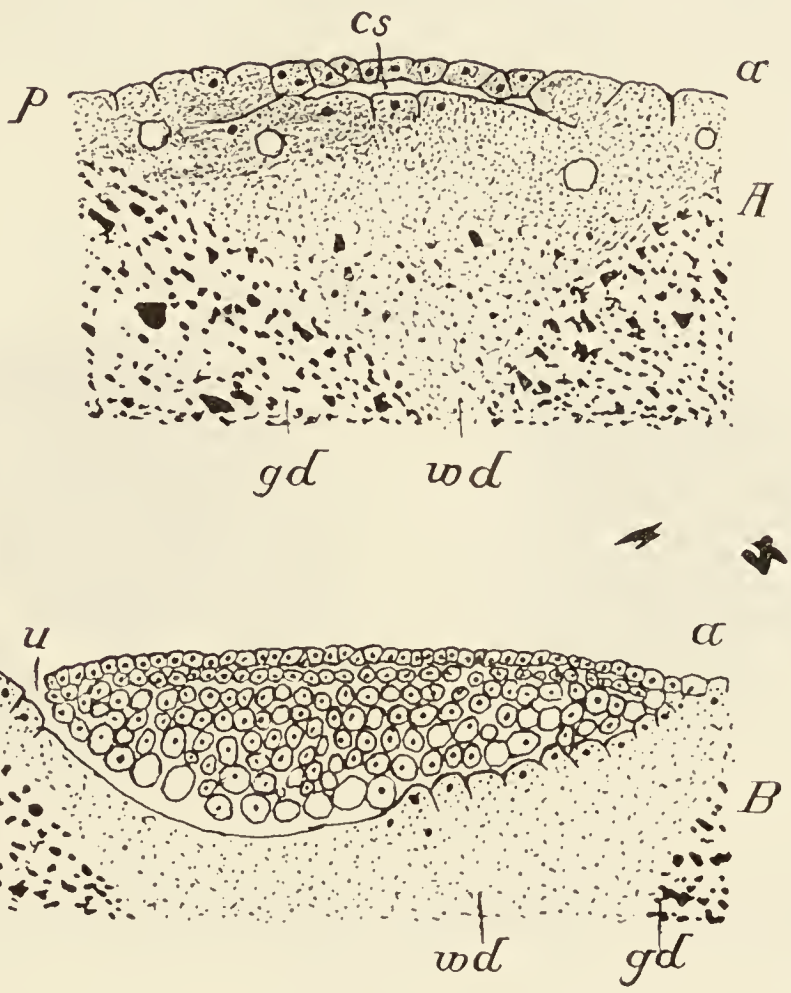
Längsschnitt einer Gastrula von Triton nach O. Hertwig (Studien zur Blättertheorie. Heft 5). ud Urdarm, fh Furchungshöhle, ak äusseres, ik inneres Keimblatt.

grösseren Zellen besteht (Fig. 60). In dem abgebildeten Stadium ist der Urdarm noch sehr eng, und die Furchungshöhle besteht noch; an der vegetativen Seite (Unterseite) finden sich theils (vorn) kleinere, theils (hinten) grössere Zellen. Letztere werden nach und nach von den ersteren umwachsen und eingeschlossen und die Furchungshöhle wird vollkommen verdrängt. — Auch an den grossen meroblastischen Wirbelthiereiern geht die Gastrulation in einer Weise vor sich, die sich von den Verhältnissen bei den Amphibien ungezwungen ableiten lässt. Dort wie hier bildet sich der Urdarm vom Hinterende aus durch einen Einstülpungsprozess, und wie das Urdarmlumen bei den

Amphibien dorsal von kleineren, ventral von grösseren Zellen begrenzt war, so liegt es bei den meroblastischen Eiern zwischen den kleinen Blastodermzellen (oben) und dem ungefurchten, aber kernhaltigen Nahrungsdotter (unten, den Dotterzellen der Amphibien entsprechend). Vergl. Fig. 61 B.

Merkwürdig sind die Verhältnisse bei der Keimblätterbildung in den kleinen, dotterarmen Eiern der Säugethiere. Aus der Furchung

Fig. 61 A, B.

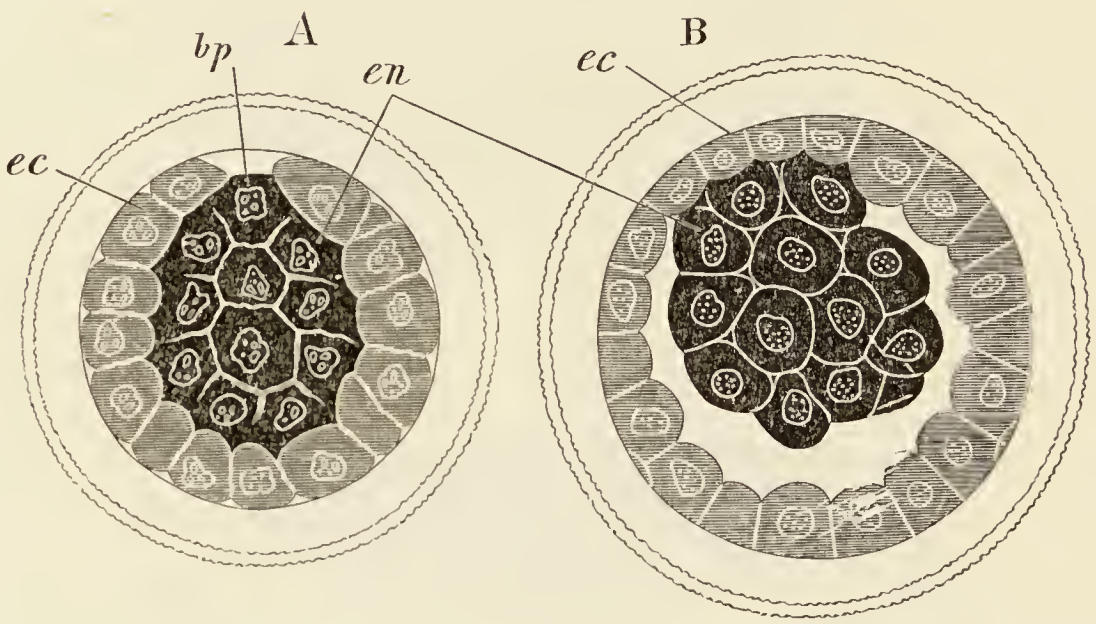


Zwei Stadien der Bildung der Keimscheibe am Vogelei (senkrechte Durchschnitte) nach Duval (Ann. d. sc. nat. Sér. 6. Zool. Tom. 18). a Vorderende, p Hinterende, cs Furchungshöhle, u Urdarmhöhle (Subgerminalhöhle), wd weisser, gd gelber Dotter.

geht hier eine Embryonalform hervor, wie die in Fig. 62 A abgebildete, bestehend aus einer äusseren Schicht hellerer Zellen und einer soliden, aus dunkleren Zellen gebildeten Innenmasse ohne irgend welchen Hohlraum; an einer bestimmten Stelle (bp) liegen die inneren Zellen frei zu Tage, unbedeckt von der äusseren Schicht. Eine solche Embryonalform hat ja grosse Aehnlichkeit mit der epibolischen Gastrula, z. B. einer Bonellia oder einer Akera und wurde denn auch von Éd. v. Beneden — dem Entdecker dieses Stadiums in der Entwicklung der Säugethiere — als die Säugethier-Gastrula

(„Metagastrula“) gedeutet: die beiden Schichten, die helleren und dunkleren Zellen, sollten dem Ektoderm, resp. Entoderm entsprechen und die unbedeckte Stelle (bp) dem Blastoporus; diese Deutung wurde auch von Haeckel mit grosser Bestimmtheit vertreten. So plausibel nun diese Deutung bei der ersten Betrachtung erscheinen kann, so ist es doch heutzutage gar nicht möglich, sie aufrecht zu erhalten. Neuere Untersuchungen, namentlich diejenigen v. Kölliker's, haben nämlich nachgewiesen, dass die äussere helle Schicht der vermeintlichen Gastrula keineswegs dem gesammten Ektoderm entspricht und dass ein Theil dieses Blattes in der inneren dunklen

Fig. 62 A, B.

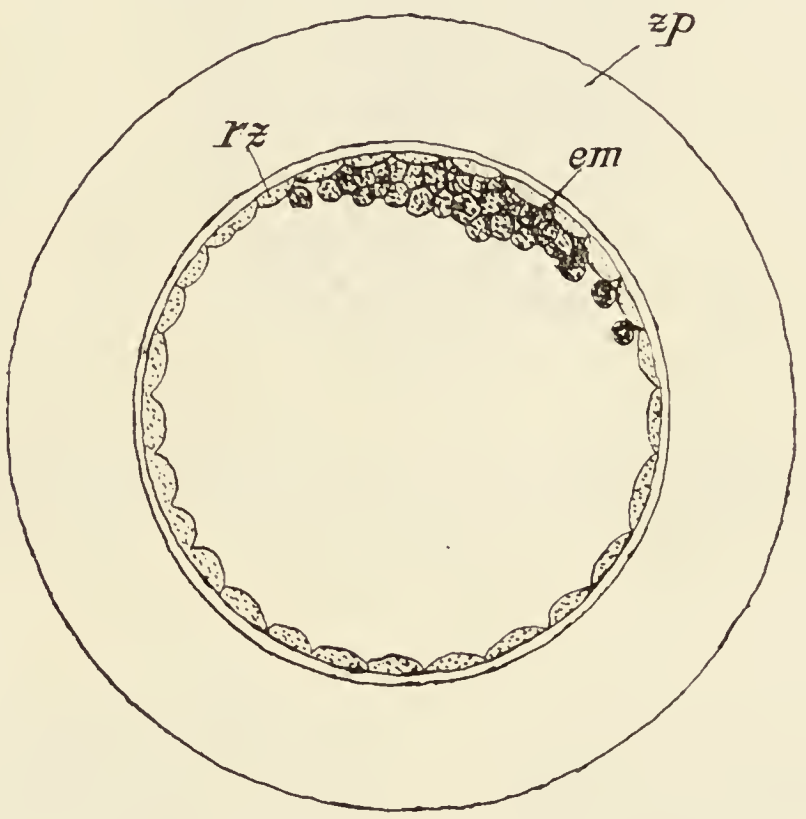


Zwei Entwicklungsstadien des Kanincheneies nach Éd. van Beneden aus Balfour's Handbuch. ec Rauber'sche Deckschicht, en innere Zellenmasse, bp der vermeintliche Blastoporus.

Zellmasse enthalten ist. Erstere (die sogen. „Rauber'sche Deckschicht“) ist nämlich nur ein provisorisches (ektodermales) Gebilde, dessen Zellen später zu Grunde gehen, ohne an dem Aufbau des Embryonalkörpers Antheil zu nehmen und die innere Masse zerlegt sich später in zwei Schichten, das Entoderm und das definitive Ektoderm. Die Keimblätterbildung bei den Säugethieren ist also durch das frühzeitige Auftreten der provisorischen Deckschicht kompliziert und man kann bei der Entwicklung der Säugethiere eigentlich gar nicht von einem Gastrulastadium reden, trotzdem das oft geschieht. Jedenfalls entspricht das Stadium Fig. 62 A keiner Gastrula und könnte eher als eine Pseudogastrula bezeichnet werden; auch der

Vergleich mit den niederen Wirbelthieren schliesst die erwähnte Deutung aus. — Die Stelle (bp), wo die innere Zellenmasse anfangs unbedeckt war, wird übrigens später verschlossen, indem die helle Zellschicht sich darüber hinaus verbreitet (Fig. 62 B), und etwa gleichzeitig lockert sich der Zusammenhang zwischen den äusseren und inneren Zellen, ausgenommen an einer einzigen Stelle, sodass im übrigen Umkreis eine anfangs enge, später geräumige Höhle entsteht; in dieser Weise kommt die für die Säugethiere so charakteristische Embryonalform zu Stande, welche Keimblase (Vesicula

Fig. 63.



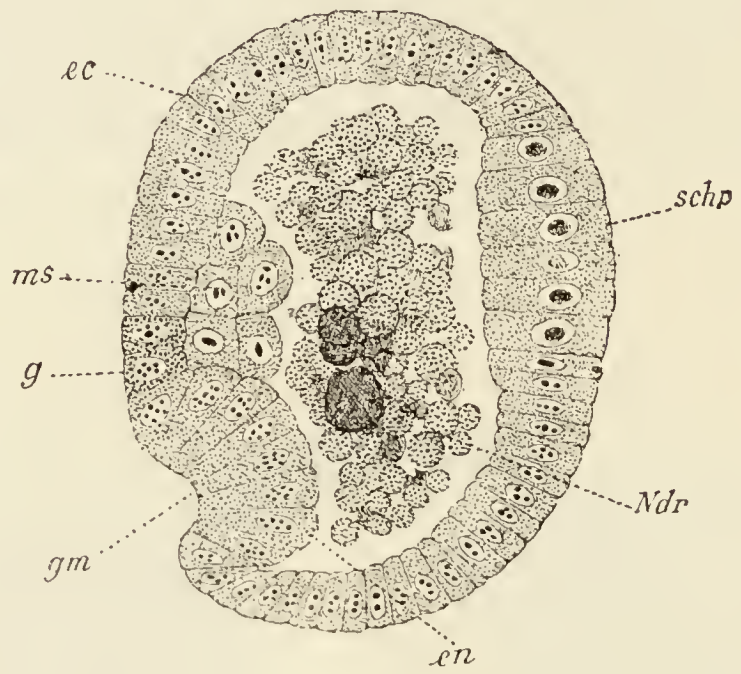
Optischer Längsschnitt einer jungen Keimblase vom Kaninchen. rz Rauber'sche Deckschicht; em Embryonalzellen (Anlage des bleibenden Ekto- und Entoderms nach den Autoren); zp Zona pellucida. Nach Éd. van Beneden (Arch. de Biol. Tom. 1).

blastodermica) genannt wird (Fig. 63). Dieselbe besteht aus einer, eine sehr geräumige Höhle umschliessenden Zellschicht, welcher an einer Stelle eine Gruppe von dunkleren Zellen anliegt. Die Höhle im Innern wird später zur Urdarmhöhle; bei den Fledermäusen entsteht sie schon, bevor noch die Stelle bp von den hellen Zellen überwachsen ist.[3])

Es bleibt uns noch übrig, die Keimblätterbildung bei den superficial gefurchten Eiern zu untersuchen; sie bieten natürlich auch in dieser Hinsicht Eigenthümlichkeiten dar. Am einfachsten gestalten

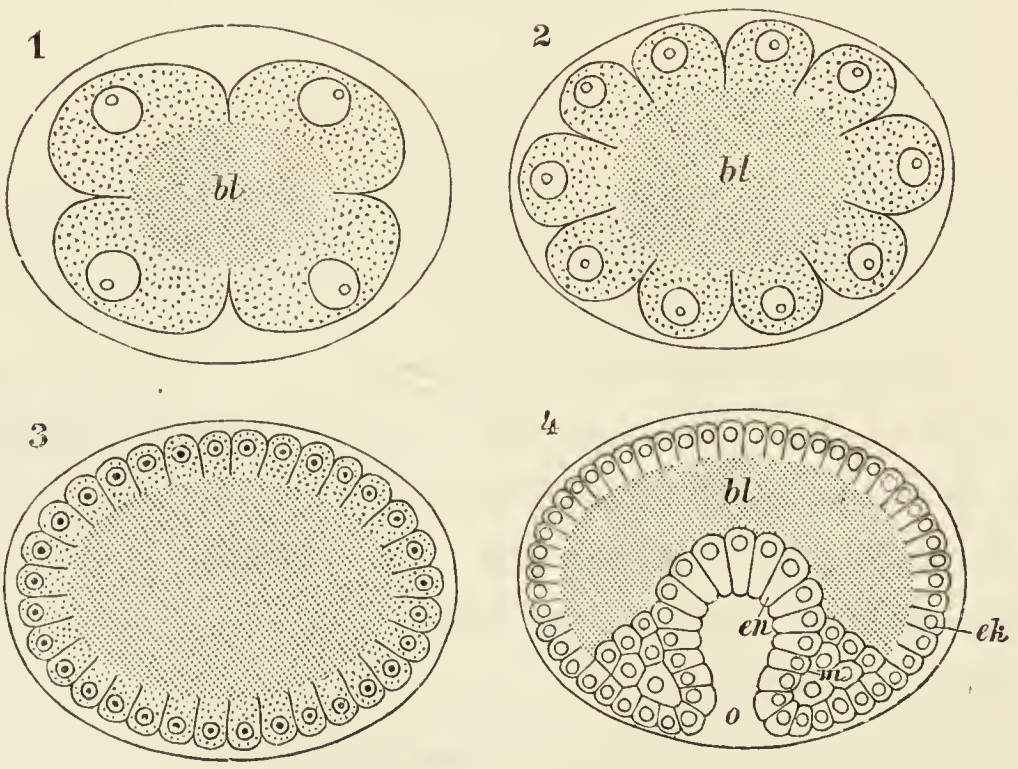
sich die Verhältnisse bei superficial gefurchten Eiern vieler Crustaceen. Bei Daphnien (Moina, an ihren Sommereiern) sondern sich die Furchungszellen nach und nach vollständig von dem centralen Nahrungsdotter ab, der nach und nach gänzlich resorbiert

Fig. 64.



Gastrula von Moina rectirostris nach Grobben (Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 2). ec Ektoderm, en Entoderm. ms Muskelplatten („Mesoderm"), schp Scheitelplatte (Anlage des Gehirns), gm Blastoporus, g Urgenitalzellen, Ndr Nahrungsdotter.

Fig. 65, 1—4.



Furchung und Keimblätterbildung eines Decapoden (Penaeus?) nach Haeckel (Studien zur Gastraea-Theorie). ek Ektoderm, en Entoderm, m einwuchernde Zellen („Mesoderm"), o Urmund, bl ungefurchter Nahrungsdotter im Inneren.

wird; bevor Letzteres aber geschehen ist, stülpt sich an einer bestimmten Stelle das Blastoderm ein (Fig. 64) und die eingestülpten Zellen stellen das Entoderm dar (Grobben); ähnliche Verhältnisse trifft man auch bei anderen Crustaceen, z. B. bei Decapoden (Fig. 65, 1—4). In solchen Fällen besteht die wesentlichste Abweichung von den holoblastischen Eiern nur darin, dass zwischen Ektoderm und Entoderm Nahrungsdotter (an der Stelle der Furchungshöhle) eingelagert ist; in demselben finden sich hier in so frühen Stadien keine Zellen. In anderen Fällen kompliziert sich die Sache, indem schon vor der Gastrulation Zellen oder freie Kerne im Dotter vorhanden sind; dieses ist z. B. bei vielen Insekten der Fall. Diese Dotterzellen — die auch bei vielen Crustaceen (in späteren Stadien) auftreten — sind als ein besonders spezialisierter und (bei Insekten) ganz frühzeitig gesonderter Theil des Entoderms anzusehen; sie sind bei der Resorption des Nahrungsdotters thätig und wurden namentlich früher von vielen Forschern als das eigentliche (das Mitteldarmepithel bildende) Entoderm angesehen. Diese Rolle spielen sie aber — wenigstens in den meisten Fällen — nicht, sondern gehen in späteren Stadien zu Grunde, während sich das eigentliche, definitive Entoderm, wie in den vorhin erwähnten Fällen, durch eine Einstülpung des Blastoderms bildet. Diese Einstülpung hat bei den Insekten meistens die Form einer sehr langen, an der ganzen oder an einem grossen Theil der Ventralseite des langen, wurstförmigen Eies hinlaufenden Rinne; der Blastoporus ist also schlitzförmig.

Anmerkungen

[1]) Vergl. über Lineus J. Barrois, Ann. d. sc. nat. Sér. 6, Tom. 6 1887. — Nach einer neueren Untersuchung von Hubrecht (Proeve eener ontwikkelingsgesch. von Lineus obscurus. Utrecht 1885, vergl. Quart. journal of miscr. sc. Vol. 26, 1886) sollen schon in dem Gastrulastadium die Entodermzellen viel grösser als die Ektodermzellen sein. Die vom Verf. dieses Buches gelegentlich hierüber gemachten Beobachtungen stimmen besser mit den Resultaten Hubrecht's überein.

2) Dieses wird allerdings von den Neueren bestritten; nach ihnen soll die Einstülpung ganz nahe am vegetativen Pol stattfinden.

3) In einer neueren, vorläufigen Mittheilung (Anat. Anz. Bd. 3, 1888) hat van Beneden selbst seine frühere Deutung aufgegeben; er schildert aber nun die weitere Entwickelung des Säugethierkeims wiederum in ganz anderer Weise, als sie oben dargestellt wurde. Nach den neueren van Beneden'schen Angaben wäre nämlich die innere, dunklere Zellmasse nur als dem Dotterentoderm grösserer Wirbelthiereier entsprechend zu betrachten (den grossen dotterreichen Zellen der Amphibien, dem Nahrungsdotter mit seinen Kernen bei meroblastischen Eiern) und aus der äusseren Zellschicht sollten alle die bleibenden Gewebe und Organe sich entwickeln. Die ausführliche Arbeit van Beneden's hierüber ist noch nicht erschienen.

VIII

Die Homologie der Keimblätter (Ekto- und Entoderm) — Versuche zur Ableitung der verschiedenen Bildungsmodi derselben — Verschiedenes Schicksal des Blastoporus bei verschiedenen Thieren

Die Keimblätter, das Ektoderm und das Entoderm, sind die zwei Fundamentalorgane oder Primitivorgane des Thierkörpers. Jenes repräsentiert das primitive Hautsystem, dieses das primitive Darmsystem und es giebt Thiere (z. B. die Hydroidpolypen), die im erwachsenen Zustande einfach aus diesen zwei Blättern bestehen. Das Auftreten der Keimblätter in der Entwicklungsgeschichte aller Metazoën ist ein Vorgang, der aller Wahrscheinlichkeit nach auf Vererbung von einer nur aus den beiden Blättern bestehenden Stammform beruht; mit anderen Worten: es besteht eine Homologie der Keimblätter bei sämmtlichen Metazoën. Dies ist der Hauptinhalt der sogen. Keimblättertheorie.

Bei dieser allgemein angenommenen Homologie der Keimblätter müssen die verschiedenen Bildungsweisen derselben bei verschiedenen Thieren auffallen und es sind eine Anzahl Versuche gemacht worden, um dieselben auf einen gemeinsamen Plan zurückzuführen. Als man anfing, die Keimblättertheorie von den Wirbelthieren auf die Wirbellosen auszudehnen, wurde meistens in sehr dogmatischer Weise eine der Gastrula entsprechende Stammform (Gastraea) angenommen und die Keimblätterbildung durch Einstülpung des Entoderms demgemäss als der ursprüngliche Modus aufgestellt. Da es nun schwer fiel, die Delamination (und Immigration) von der Invagination abzuleiten, bezweifelte man einfach die Existenz der letztgenannten Modi und wollte die diesbezüglichen Beobachtungen für unrichtig und mangel-

Fig. 66 A—D.

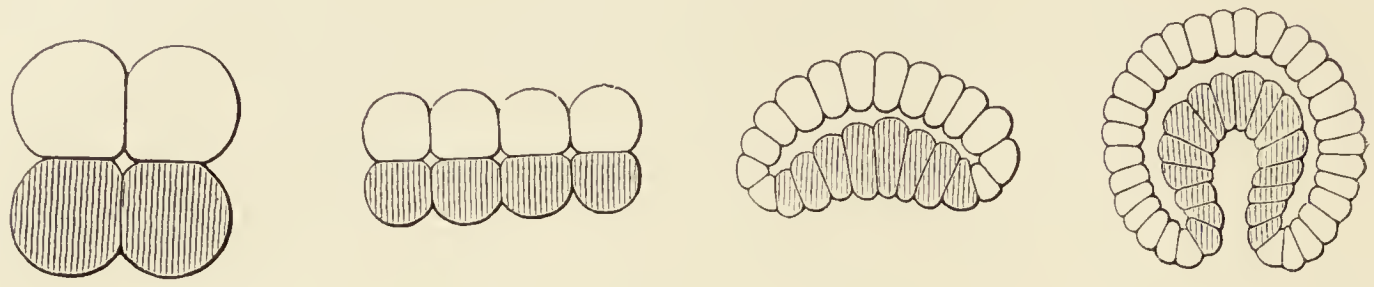


Diagramme der Plakula und ihrer Entwicklung zu einer Gastrula nach Bütschli (Morphol. Jahrb. Bd. 9). Ektoderm weiss, Entoderm schraffiert.

Fig. 67 A—E.

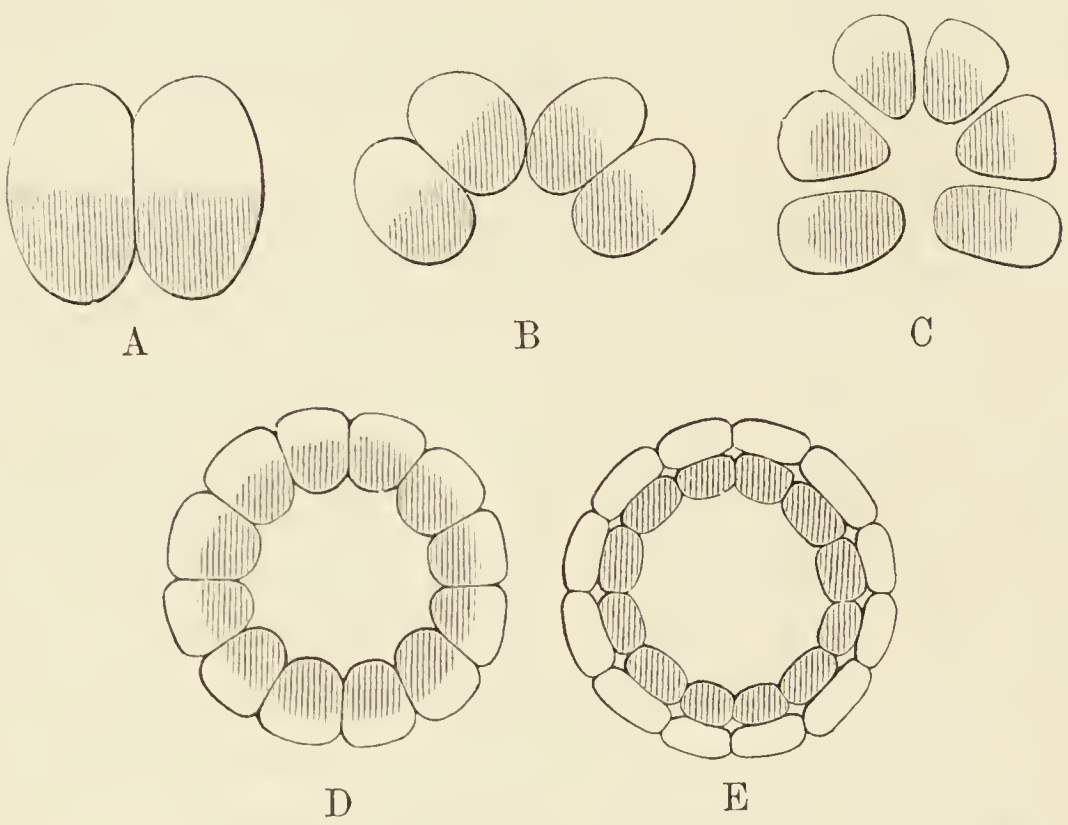
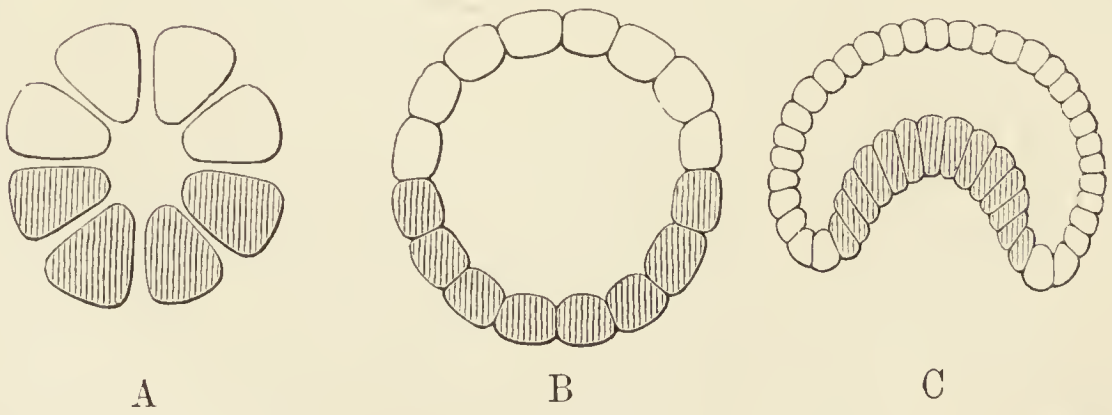


Diagramme der Keimblätterbildung durch Delamination nach Bütschli (Morphol. Jahrb. Bd. 9). Ektoderm weiss, Entoderm schraffiert.

Fig. 68 A—C.



Schema der Keimblätterbildung durch Einstülpung einer Blastosphaera nach Bütschli a. a. O. Ektoderm weiss, Entoderm schraffiert.

haft ausgeben; indessen sind diese Modi heutzutage sehr oft und von so zuverlässigen Beobachtern — beispielsweise von Fol, Metschnikoff, Kowalevsky, Claus — nachgewiesen worden, dass an der Existenz derselben nicht gezweifelt werden kann. — Später hat Bütschli einen recht ingeniösen Versuch gemacht, einen Grundtypus zu finden, aus welchem sich die verschiedenen Hauptmodi der Keimblätterbildung ableiten lassen könnten. Er findet diesen in der oben erwähnten Embryonalform: der Plakula; wie erinnerlich sein wird, ist diese eine aus zwei Zellschichten bestehende Platte; diese wird weiterhin von einer einschichtigen Platte, entsprechend der Geisselinfusorien-Kolonie Gonium, abgeleitet. Die Plakulaform entsteht — wenigstens in einigen Fällen — aus der Furchung in folgender Weise: durch die ersten zwei Furchungen werden vier Zellen in einer Schicht gebildet und diese werden durch die dritte Furchung in der Art getheilt, dass acht, in zwei Schichten angeordnete Zellen entstehen (ein schematischer Durchschnitt dieses Stadiums ist in Fig. 66 A dargestellt). Die Plakula entwickelt sich nun weiter, indem zuerst die Anzahl der Zellen beider Schichten bedeutend zunimmt (vergl. den Durchschnitt Fig. 66 B) und darnach die eine Zellschicht (die weisse in Fig. 66 C) sich nach aussen biegt und konvex wird, während die andere Schicht (die schraffierte) die Bewegung mitmacht; dieser immer weiter fortschreitende Vorgang resultiert endlich in der Bildung einer echten Gastrula (Fig. 66 D), einer Invaginationsgastrula. Aus dem eben geschilderten Entwicklungsmodus leitet nun Bütschli einerseits solche Blastosphaeraformen ab, welche sich in zwei Blätter spalten, und andererseits jene Blastosphaeraformen, deren eine Hälfte sich in die andere einstülpt. Dieses ist leicht verständlich bei einer Betrachtung beistehender schematischer Figuren, die (Fig. 67 A—E) den Delaminationsvorgang und (Fig. 68 A—C) den Invaginationsvorgang darstellen. In dem ersten Falle wird schon die einschichtige Zellplatte etwas konvex-konkav (A, B, C) und schliesst sich zuletzt völlig zu einer Blastosphaera, deren Zellen alle sowohl ektodermale als entodermale Bestandtheile enthalten (D) und jetzt geht die Delamination vor sich (E). Die zweischichtige Plakula wäre also hier wohl durch die zweischichtige, allseitig geschlossene Hohlkugel

(Diblastula) vertreten. Andererseits ist ja sehr leicht einzusehen, dass die gewöhnliche Blastosphaera (die die Gastrula durch Einstülpung der einen Hälfte in die andere entstehen lässt) nur dadurch von der Plakula verschieden ist, dass zwischen beiden Schichten eine ansehnliche Furchungshöhle ausgebildet ist, und dass das Wachsthum nicht nach einer einzigen Fläche vor sich geht: hier entspräche also die einschichtige Hohlkugel (Fig. 68 A, B) der Plakula. Dagegen können dieser Theorie nach die beiden Blastosphaeraformen Fig. 67 D und Fig. 68 B keineswegs einander entsprechen, sondern müssen nur als Analoga, als Parallelphasen betrachtet werden.

Diese Plakula-Theorie von Bütschli ist gewiss ein geistreicher Versuch, die verschiedenen Modi der Keimblätterbildung auf einen Grundtypus zurückzuführen. Sie leidet aber an verschiedenen Schwächen. Zunächst nimmt sie gar keine Rücksicht auf den Vorgang der Immigration; auch verstösst sie gegen mehrere Thatsachen der Furchung und der weiteren Entwicklung: so entsteht häufig die Plakula durch Abplattung einer Blastosphaera; endlich sind es keineswegs meistens niedere, ursprüngliche Thierformen, welche die Plakula aufweisen. Die heutzutage den Thatsachen am besten entsprechende Ableitung der Modi der Keimblätterbildung ist desshalb nicht die Plakulalehre, sondern die von Metschnikoff versuchte Zurückführung derselben auf die multipolare Einwanderung — und Abspaltung — als Grundform. In einer ganz allseitigen Einwanderung von Zellen ohne Ausbildung bestimmter Regionen wird die ursprüngliche Form der Entodermbildung gesehen; ob die Einwanderung ohne oder mit Quertheilung der betreffenden Zellen vor sich ging, bleibt Nebensache. Aus diesem primären Modus kann nun die hypotrope Einwanderung leicht abgeleitet werden: die Entodermbildung konzentriert sich an einem Pole, indem die Zellen in dem übrigen Umfang der Blastosphaera aufhören einzuwandern oder sich abzuspalten. So bildet sich eine bestimmte Region für die Entodermbildung aus und eine weitere Stufe wird dadurch erreicht, dass die Zellen nicht einzeln in die Furchungshöhle einwandern (oder sich abspalten), soudern als zusammenhängende Platte sich einstülpen, sodass eine Gastrula hergestellt wird. Die Gastrulabildung durch Epibolie endlich stellt jedenfalls nur eine durch die zunehmende

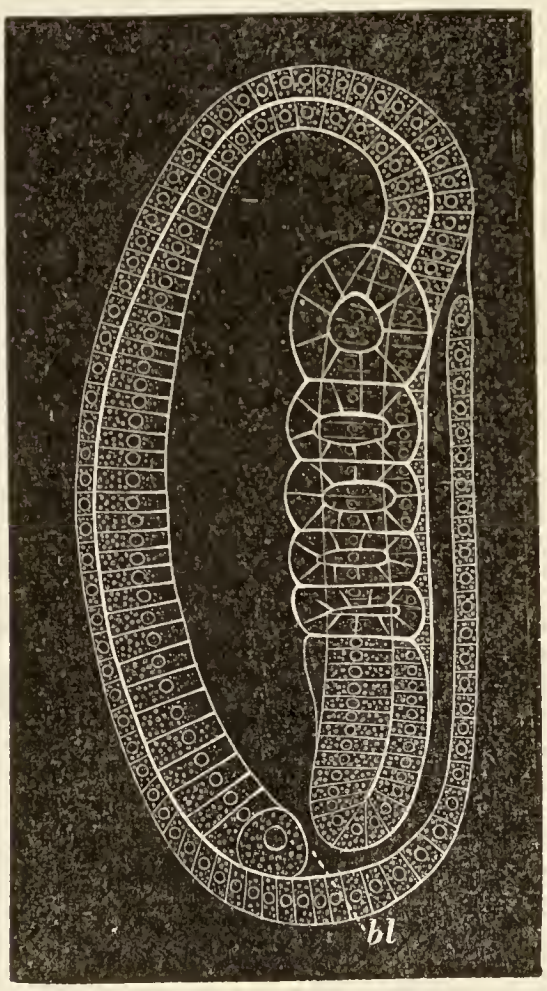
Masse des Nahrungsdotters verursachte, sekundäre Abänderung der Invagination dar.

Nach der Ableitung von Metschnikoff, der wir uns angeschlossen haben, stellt also die Gastrula keineswegs eine primäre Embryonalform, sondern eine abgeleitete Form dar, welche durch eine Abkürzung der Entodermbildung zum Zweck der sofortigen Herstellung eines röhrenförmigen Urdarms bedingt wird. Dieses Ergebniss steht in Widerspruch mit der Ansicht vieler Embryologen, welche noch immer in der Gastrula eine primäre Embryonalform erblicken und die anderen Modi der Keimblätterbildung von der Invagination ableiten wollen. Es wird dabei meistens stillschweigend vorausgesetzt, dass die Gastrulae, überall wo sie auftreten, homologe Embryonalformen sind. Dies ist aber nichts weniger als bewiesen; im Gegentheil ist es wahrscheinlich, dass die Gastrulae in den verschiedenen Thiertypen einander keineswegs streng homolog sind, sondern dass das Vorkommen dieser Embryonalform bei so vielen Typen eine Convergenzerscheinung ist. Weil die Keimblätter einander entsprechen, brauchen nicht die verschiedenen Gastrulaformen und der Ort, von dem die Einstülpung ausgeht, in allen Fällen identisch zu sein. Um diese Frage näher zu untersuchen, muss erörtert werden, was in den verschiedenen Fällen aus dem Blastoporus wird[1]).

In der That: sein Schicksal ist in den verschiedenen Thierstämmen äusserst verschieden. Bei Medusen, bei welchen die Keimblätterbildung durch Invagination geschieht (z. B. Pelagia), wird der Blastoporus direkt zum Mund des Thieres. Aehnliches ist auch der Fall bei vielen Anneliden und bei einigen Mollusken, bei welchen der Blastoporus der ursprüngliche Mund ist; nur kompliziert sich die Sache hier etwas, indem sich in späteren Stadien das Ektoderm an der Stelle des Blastoporus zur Bildung des Vorderdarms (Stomodaeums) einstülpt, sodass der Blastoporus beim erwachsenen Thiere die Stelle ist, wo der ektodermale Vorderdarm in den entodermalen Mitteldarm übergeht. In solchen Fällen spricht man von einer oralen Gastrula; der Blastoporus ist meistens ursprünglich weit und wird nach und nach verengert; meistens verwachsen seine Ränder von hinten nach vorn, sodass man hinter der engeren, übrigbleibenden

Oeffnung am Vorderende häufig einen Verwachsungssaum (Gastrularaphe) sehen kann. — In manchen Fällen (z. B. bei den Echinodermen) wird dagegen der das Hinterende der Larve bezeichnende Blastoporus zum After derselben und der Mund wird durch eine an der Ventralseite entstehende Einstülpung des Ektoderms neugebildet, welche in den Mitteldarm hinein durchbricht. Man kann hier von einer analen Gastrula sprechen. — Wiederum in anderen Fällen schliesst sich der Blastoporus gänzlich und sowohl der Mund wie der After entstehen als Neubildungen; dies ist der Fall bei den meisten Arthropoden [2]). Endlich bei den Wirbelthieren unterliegt der Blastoporus einem sehr merkwürdigen Schicksal. Bei Amphibien wird er in einen vorderen und einen hinteren Porus abgeschnürt; der vordere wird zum After, während der hintere bei Beginn der Bildung des Nervensystems (vergl. weiter unten) von den Medullarfalten überwachsen und in einen Kommunikationsporus zwischen Rückenmarks- und Darmrohr (Canalis neurentericus) umgewandelt wird, welcher sich später schliesst. Bei den Neunaugen, wo der Canalis neurentericus höchst rudimentär ist, wandelt sich der Blastoporus in den After um; beim Amphioxus hat er keine Beziehung zum After, sondern wird gänzlich von den Medullarfalten überwachsen, sodass er einfach zum Canal. neurent. wird (Fig. 69 bl), der später geschlossen wird; auch bei den höheren Wirbelthieren ist die Beziehung des Blastoporus zum After gänzlich aufgegeben; dagegen hat man auch hier Kommunikationen zwischen Nervenrohr und Darmrohr gefunden, welche man in Beziehung zu einem Rest des Blastoporus gebracht hat. Der

Fig. 69.



Larve von Amphioxus nach Hatschek (Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 4), Profilbild. bl Blastoporus (= Canalis neurentericus).

Mund hat bei keinem Wirbelthier irgend welchen Bezug zum Blastoporus, sondern entsteht immer als Neubildung.

Wie aus dieser Uebersicht ersichtlich, ist das Schicksal des Blastoporus bei verschiedenen Thieren ein gänzlich verschiedenes: bald wird er zum Mund, bald zum After, bald zu keinem von beiden. Es ist dies eine grosse Schwierigkeit für die Theorie, die in der Gastrula eine ursprüngliche und überall homologe Embryonalform sieht; denn es würde schwerlich Jemanden einfallen, den After der Echinodermen dem Mund der Anneliden als Homologon entgegen zu stellen. Diese Schwierigkeit wurde auch von den Anhängern der genannten Lehre gefühlt und man suchte sie dadurch zu beseitigen, dass man den Blastoporus als die gemeinsame Grundlage für Mund und After auffasste. Bei den hypothetischen Stammformen habe es keinen besonderen After gegeben — wie es in der That bei den Coelenteraten der Fall ist — und der Blastoporus der Gastrula entspräche der gemeinsamen Ingestions- und Egestionsöffnung der Stammformen; einige Verfasser wollten zu Gunsten der genannten Lehre gar die Wirbelthiere von den Aktinien ableiten (!). Während der weiteren Entwicklung der Gastrula sollte nun in einigen Fällen die Beziehung des Blastoporus zum Mund, in anderen Fällen seine Beziehung zum After aufgegeben werden; in der oben erwähnten Verengerung des Blastoporus von hinten nach vorn mit Bildung einer Gastrularaphe, wie es in einigen Fällen vorkommt, wollte man bei den oralen Gastrulae eine ursprüngliche Beziehung des Blastoporus zum After erkennen. Die völlige Schliessung des Blastoporus mit Neubildung von Mund und After wird dabei als ein sekundärer Vorgang aufgefasst und man versuchte nachzuweisen, dass Mund und After wenigstens in der Region des früheren Blastoporus entständen. Dem gegenüber ist zu betonen, dass kein einziger, absolut sicherer Fall bekannt ist, in welchem es gelang nachzuweisen, dass sowohl Mund als After aus dem Blastoporus hervorgingen und auch sonst steht die Lehre auf sehr schwachen Füssen. Namentlich die genauen Untersuchungen Metschnikoff's über die Gastrulation bei verschiedenen Würmern und Echinodermen haben zur Genüge dargethan, dass gerade bei den einfachsten, wenigst differenzierten Gastrulae die Verengerung des Blastoporus eine allseitige ist und

nicht mittels Bildung einer Gastrularaphe vor sich geht; letzteres kommt nur bei frühzeitig differenzierten, bilateralen Gastrulae vor. Bei Echinodermen ist somit absolut keine Beziehung des Blastoporus zum Mund, bei niederen Würmern absolut keine Beziehung zum After nachzuweisen.

Es ist hieraus zu ersehen, dass der Beweis oder nur die Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Gastrula eine ursprüngliche und überall homologe Embryonalform darstellt, vollkommen fehlt. Die Keimblätterbildung mittels Gastrulation stellt im Gegentheil eher einen abgekürzten Modus der Entwicklung dar und die Gastrulaform kann in den verschiedenen Thierstämmen selbstständig erworben sein; denn es ist sehr wohl möglich, dass dieselben Faktoren, welche bei dem einen Thierstamm die Bildung der Gastrula veranlassten, ebenso gut bei einem anderen Stamme sich geltend machten. Man muss dabei zunächst an den Vortheil denken, der in der Bildung eines gleich von Anfang an röhrenförmigen Darmes liegen könnte. Bei dem gegenwärtigen Stand ist die ungezwungenste Annahme über die Keimblätterbildung die, dass die Entodermbildung mittelst multipolarer Immigration von Zellen der primitive Modus, die Gastrulation eine abgeleitete Form der Keimblätterbildung ist und dass die in den verschiedenen Thierstämmen auftretenden Gastrulae keineswegs immer einander homolog sind.

Mehrere Anhänger der Lehre von der Ursprünglichkeit der Gastrulaform haben über die Beziehung der Hauptachse der Gastrula zu den Hauptachsen der späteren Larvenformen und der fertig gebildeten Thiere Ausführungen gemacht und auf dieser Grundlage Vergleiche zwischen den verschiedenen Thierstämmen angestellt. Dass derartige Spekulationen hinfällig und werthlos sind, ist klar in dem Augenblick, wo man zugiebt, dass die Homologie der Gastrulae in den verschiedenen Thierstämmen mindestens äusserst zweifelhaft ist. Aber selbst diese Homologie zugegeben, sind solche Spekulationen abgeschmackt, denn sie setzen eine Starrheit voraus, die bei solchen zarten, embryonalen Gebilden nicht angenommen werden darf.

Anmerkungen

1) Die wichtigsten Auffassungen der Relationen der verschiedenen Modi der Keimblätterbildung finden sich in folgenden Schriften vertreten: Haeckel, Studien z. Gastraea-Theorie. Jena 1877. — Bütschli, Morph. Jahrb., Bd. 9. 1884. — Metschnikoff, Embryol. Studien an Medusen. Wien 1886, sowie Vergl. embryol. Studien. III. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. 37. 1885. — Balfour, A treatise of comp. Embryology. Vol. II. 1881.

2) Für Peripatus wurde von Balfour und später von Sedgwick angegeben, der Blastoporus, welcher hier lang und schlitzförmig sei, werde während der weiteren Entwicklung mitten durchgeschnürt, indem hier die Ränder von links und rechts verwüchsen; dadurch entständen also aus dem einfachen Blastoporus zwei in den Urdarm führende Oeffnungen: eine vordere, an deren Stelle später der Mund liegt und eine hintere, aus welcher der After hervorgeht. Diese Darstellung beruht aber wahrscheinlich auf irrthümlichen Beobachtungen, denn bei den westindischen Arten derselben Gattung wird die eng umschriebene Stelle, von welcher die Entodermbildung ausgeht und die dem Blastoporus entspricht, im Laufe der Entwicklung vollkommen verwischt und sowohl Mund wie After entstehen als Neubildungen (Einstülpungen des Ektoderms) vor jener Stelle, wie durch die genauen Untersuchungen Kennel's festgestellt worden ist (Arb. a. d. zool. Institut Würzburg. Bd. 7. 1884).

IX

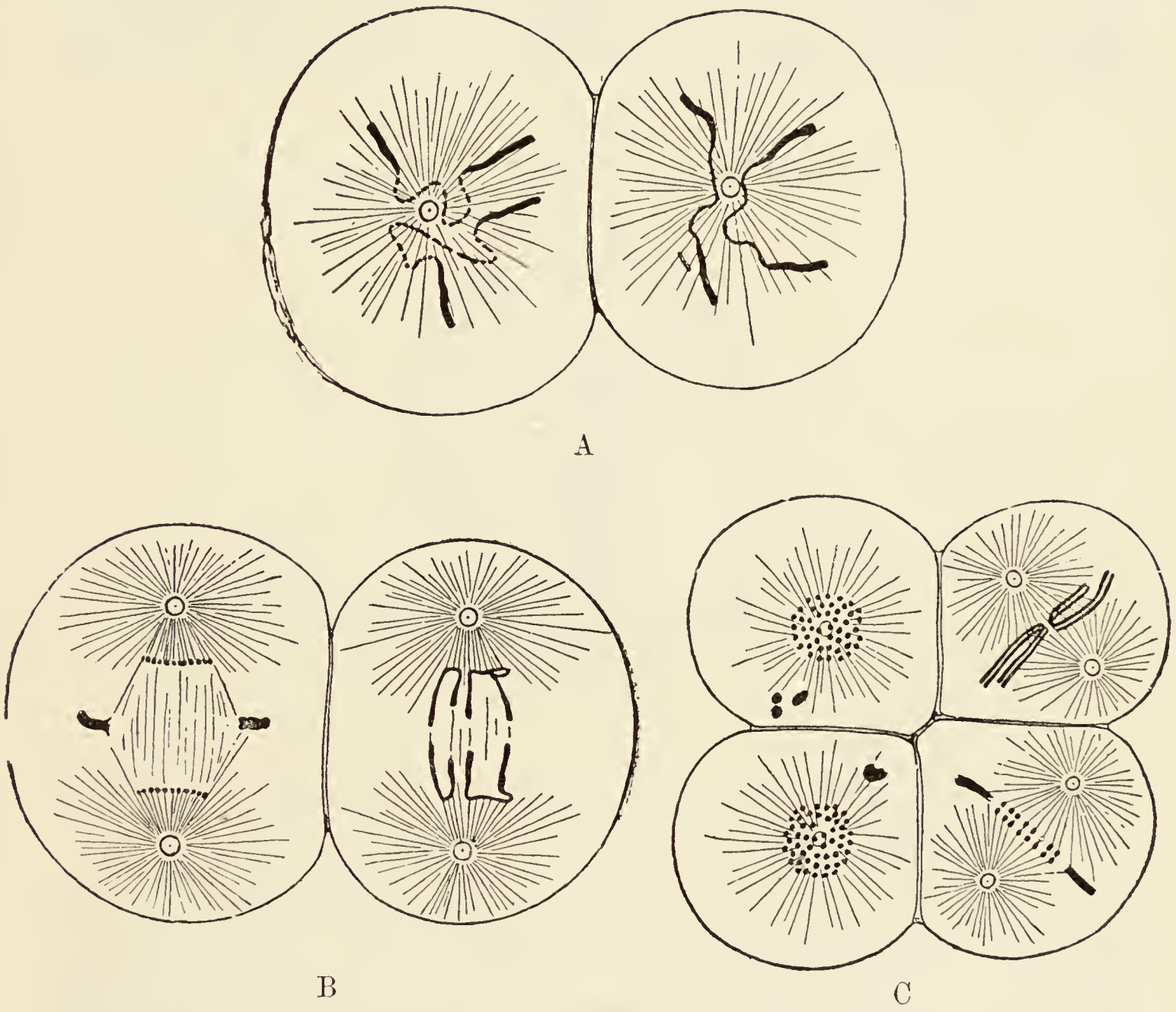
Entwicklung der Geschlechtszellen und Differenzierung des Geschlechts — Entstehung der Gewebe und Organe aus den Keimblättern (Oberhaut, Nervensystem, Sinnesepithelien, Stomodaeum und Proctodaeum aus dem Ektoderm, Mesenteron. Chorda u. a. aus dem Entoderm)

Nachdem die Entstehung der ersten Primitivorgane, der Keimblätter dargelegt wurde, ist es unsere nächste Aufgabe zu zeigen, wie aus denselben die definitiven Organe und Gewebe des Organismus hervorgehen. Es müssen zunächst die allgemeinen Regeln in dieser Hinsicht hervorgehoben werden und danach einige der wichtigsten Ausnahmen von den Regeln erwähnt werden; es liegt in der Natur der Sache, dass wir auf die übergrosse Mannigfaltigkeit der Details nicht eingehen können.

Zunächst wollen wir uns mit der Genese der Geschlechtsorgane oder was das Wesentliche dabei ist, der Geschlechtszellen beschäftigen. Diese nehmen nämlich gewissermassen eine Sonderstellung unter den Zellen des Körpers ein. Während alle sonstigen Gewebe und Organe des Körpers von den Keimblättern phylogenetisch ableitbar sind, ist das nicht mit den Geschlechtszellen der Fall. Die Geschlechtszellen müssen phylogenetisch älteren Ursprungs sein, als die Keimblätter; denn die geschlechtliche Fortpflanzung existiert schon bei einzelligen Thieren und wir kennen mehrzellige Organismen, bei welchen die einzige Differenzierung der Zellen diejenige in Geschlechtszellen und vegetative (somatische) Zellen ist (Volvox[1]). Erst nach der Sonderung in Geschlechtszellen und vegetative Zellen muss die Differenzierung letzterer in Ektoderm- und Entodermzellen eingetreten sein.

Wäre nun, wie so oft leichthin gesagt wird, die Keimesgeschichte eine kurze und schnelle Rekapitulation der Stammesgeschichte, so sollte man erwarten, dass während der Entwicklung zuerst die Geschlechtszellen sich von den übrigen Zellen sonderten und erst darnach die Differenzierung der Keimblätter erfolgte. Eine so frühzeitige Differenzierung findet aber nur in vereinzelten Ausnahmefällen statt.

Fig. 70 A—C.

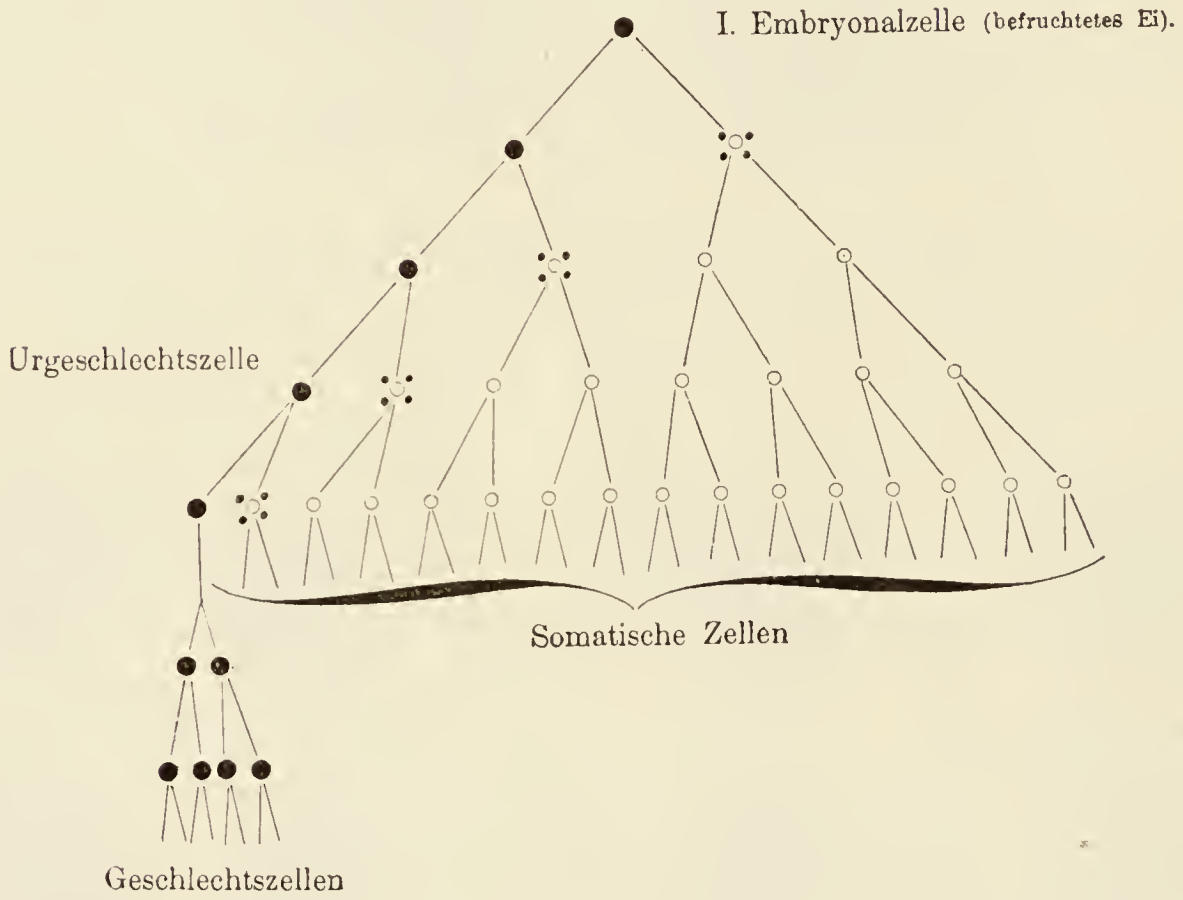


A und B zweizelliges Furchungsstadium von Ascaris megalocephala, von zwei verschiedenen Seiten betrachtet. In der einen Zelle zwei lange Chromosomen, in der anderen viele kleine und zwei grössere Endstücke (die resorbiert werden). C vierzelliges Furchungsstadium; nur in einer der vier Zellen sind zwei lange Chromosomen vorhanden. Nach Boveri (Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 1).

Der merkwürdigste dieser bis jetzt beschriebenen Fälle ist die schon während der ersten Furchungen auftretende Differenzierung der Geschlechtszellen beim Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala, Fig. 70, A—C). Bei dem genannten Thier sondert sich entweder

schon im zweizelligen oder wenigstens im vierzelligen Furchungsstadium die Urgeschlechtszelle von den anderen Zellen ab, was an den sich theilenden Kernen kenntlich wird. Wenn die Urgeschlechtszelle sich zur Theilung anschickt, behält sie die ursprünglichen 4 (resp. 2 bei der Varietät univalens) grossen, bandförmigen Chromosomen, ganz wie sie im befruchteten Ei vorhanden waren; in der anderen Furchungszelle des 2-Stadiums (resp. in den drei anderen des 4-Stadiums) zerfallen die Mittelstücke aller Chromosomen in eine grosse Anzahl kleiner Chromatinkörnchen, während die Endstücke

Fig. 71.



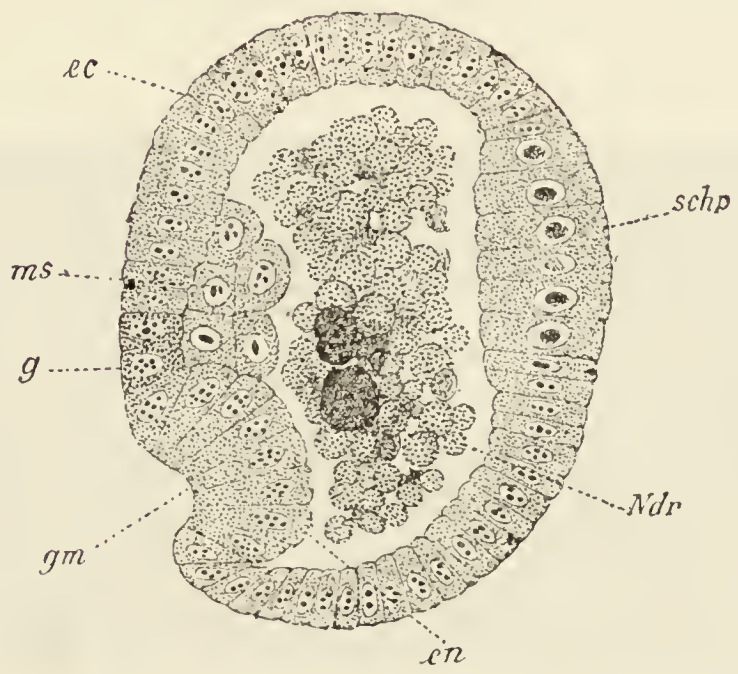
Schema der Differenzierung der Geschlechtszellen während der Furchung von Ascaris megalocephala nach Boveri (Ergebnisse d. Anat. u. Entw. Bd. 1). Erklärung im Text.

derselben vom Protoplasma resorbiert werden; in den Tochterzellen derselben treten nur die kleinen Chromatinkörnchen bei den weiteren Theilungen auf. Die erste Urgeschlechtszelle giebt noch durch ihre weiteren Theilungen eine Anzahl somatischer Zellen ab, in welchen wie in den zuerst gebildeten eine Verminderung der Chromatinmasse stattfindet; auch in späteren Furchungsstadien trifft man nur eine Urgeschlechtszelle an (vergl. das Schema Fig. 71). Erst in einem Stadium mit sehr zahlreichen Zellen fängt die Urgeschlechtszelle an,

sich in der Weise zu theilen, dass ihre beiden Tochterzellen gleich sind und von diesem Zeitpunkt ab sind alle ihre Descendenten Urgeschlechtszellen, die dann den Hauptinhalt der Ovarien, resp. Hoden bilden.

Eine so frühzeitige Differenzierung der Urgeschlechtszellen wie bei Ascaris megalocephala ist bei keinem anderen Thier bekannt. Doch giebt es eine Anzahl Thiere, bei welchen die Urgeschlechtszellen in späteren Furchungsstadien oder etwa gleichzeitig

Fig. 72.



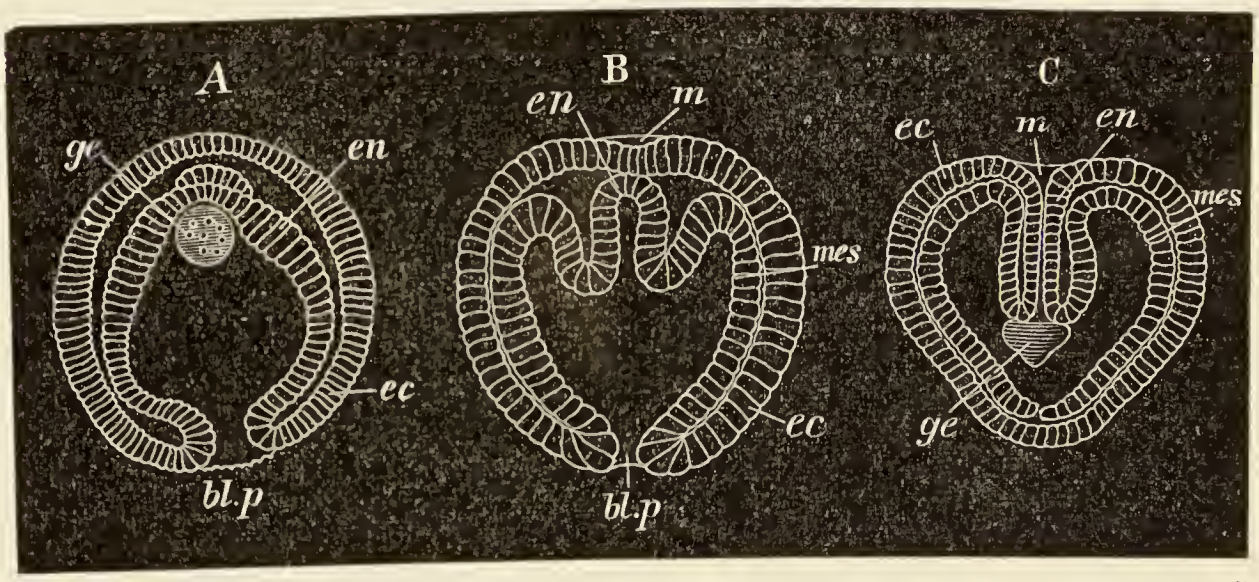
Gastrula von Moina rectirostris nach Grobben (Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 2). ec Ektoderm, en Entoderm. ms Muskelplatten („Mesoderm"), schp Scheitelplatte (Anlage des Gehirns), gm Blastoporus, g Urgenitalzellen, Ndr Nahrungsdotter.

mit der Bildung der Keimblätter sich deutlich sondern. In den Sommereiern einer Daphnie (Moina) soll nach Grobben schon in dem Blastosphaerastadium die Urgenitalzelle kenntlich sein und im Gastrulastadium findet sich vor dem Blastoporus eine Gruppe von vier solchen, aus der Theilung jener entstandenen Zellen (zwei derselben sind in Fig. 72 sichtbar). Ebenso wird bei Sagitta im Gastrulastadium eine Gruppe von Genitalzellen am Boden des Urdarms sichtbar (Fig. 73 A). Ferner erscheinen sie etwa gleichzeitig mit der Differenzierung der Keimblätter bei Scorpionen als eine wohlum-

grenzte Zellgruppe, und bei wenigen Insekten (einigen Mücken und Blattläusen) kommt die Differenzierung während der späteren Furchungsstadien oder fast gleichzeitig mit der Bildung der Keimblätter zu Stande. Endlich sind nach neueren Untersuchungen bei den Spongien schon in ganz frühen Stadien die Geschlechtszellen (als Wanderzellen) durch ihre Kernstruktur — die mit derjenigen des Eies und der Furchungszellen übereinstimmt — von allen anderen Zellen des jungen Organismus scharf unterschieden.[2])

Doch das sind Ausnahmefälle. Das Gewöhnliche ist, dass die Geschlechtszellen erst in viel späteren Stadien der Entwicklung kenntlich werden und also während der früheren Entwicklungsperiode erst einem Keimblatt, später der Anlage eines besonderen Gewebes

Fig. 73.



Drei Entwicklungsstadien von Sagitta (optische Horizontaldurchschnitte). A und C nach Bütschli, B nach Kowalevsky aus Balfour's Handbuch. ec Ektoderm, en Entoderm, mes Urdarmausstülpungen („Mesoderm"), ge Urgenitalzellen, bl.p Blastoporus, m der Mund (Einstülpung des Ektoderms).

oder Organes einverleibt sind. Bei den Hydroiden z. B. differenzieren sich die Geschlechtszellen entweder aus dem Ekto- oder aus dem Entoderm heraus (meistens aus dem Ektoderm) und sie entstehen hier gewöhnlich nicht als eine bestimmt umgrenzte Zellgruppe, sondern liegen einzeln zwischen den anderen, den vegetativen Zellen. Oft wandern die Geschlechtszellen hier weit herum, von ihrer Bildungsstätte (oft im Stamme befindlich) nach ihrer Reifungsstätte (im Gonophor). Auch bei Echinodermen sollen die Genitalzellen von ihrer Bildungsstätte (in einer sog. Genitalröhre) nach ihrer Reifungsstätte (den Genitalfollikeln) wandern. Bei den meisten

höheren Thieren (Anneliden, Arthropoden, und Wirbelthieren) differenzieren sich die Geschlechtszellen typisch in verhältnissmässig späten Entwicklungsstadien aus dem die Leibeshöhle auskleidenden Epithel (Peritoneum). Bei Regenwürmern werden die Anlagen der Geschlechtsdrüsen erst deutlich in einem Stadium, wo die sonstigen Organe schon angelegt und sehr zahlreiche Segmente vorhanden sind; bei Wirbelthieren ist das Gleiche der Fall (beim Hühnchen z. B. werden die Geschlechtszellen erst am 4. Tag der Bebrütung kenntlich, wenn alle wichtigeren Organe schon angelegt sind) und auch meistens bei Insekten; doch giebt es ja Ausnahmen (vergl. oben; auch beim Ohrwurm u. a. findet die Differenzierung der Geschlechtszellen verhältnissmässig früh statt).[3])

Eine interessante Thatsache, auf die übrigens schon früher gelegentlich hingewiesen wurde, ist, dass die primitiven Genitalzellen (Spermatogonien und Ovogonien) in beiden Geschlechtern vollkommen gleich sind: grosse, rundliche Zellen mit grossem Kern, der einen reichen Chromatingehalt (Kerngerüst) und gewöhnlich ein oder mehrere Kernkörperchen hat. Es ist also eine primitive Gleichheit beider Geschlechter vorhanden und die Differenzierung in ♂ und ♀ ist ihrem Auftreten nach eine sekundäre Erscheinung.

In dieser Verbindung möge kurz das Wenige gesagt werden, was man über die Ursachen der Entwicklung der Eier zu ♂ und zu ♀ Individuen weiss. Dieselben sind bei verschiedenen Thieren so verschieden, dass nicht einmal die naturphilosophische Schule sich an den Versuch gewagt hat, eine „einheitliche Erklärung“ für dieselben zu geben. Bei den Bienen war ja die Bedingung für die Entwicklung von Weibchen (Königinnen und Arbeiterinnen) das Eintreten der Befruchtung, für die Entstehung der Männchen (Drohnen) dagegen das Ausbleiben derselben; die Drohnen entstehen aus parthenogenetischen Eiern. Die Arbeiterinnen sind Weibchen, deren äussere Geschlechtsorgane nicht zu völliger Entwicklung gelangt sind (sodass sie nicht begattet werden können); ob ein befruchtetes Ei zu einer Königin oder zu einer Arbeiterin wird, beruht darauf, ob es in eine mehr oder weniger reichlich mit Nahrung versehene Zelle gebracht wird.

Ganz andere Bedingungen hat Maupas kürzlich für die Differenzierung des Geschlechts bei einem Räderthier (Hydatina senta) auf experimentellem Wege nachgewiesen. Es giebt bei dieser Art zwei Formen von Weibchen: eine, die nur zu Männchen, eine andere, die nur zu Weibchen sich entwickelnde Eier legt („pondeuses mâles et femelles"); die ♂ Eier sind kleiner, die ♀ grösser. Es ist daraus klar ersichtlich, dass das Geschlecht des (parthenogenetisch sich entwickelnden) Eies schon im mütterlichen Ovarium bestimmt wird. Das für die Entwicklung reife Ei ist schon unwiderruflich geschlechtlich differenziert; aber in den früheren Stadien der Ovogonese ist es möglich, den jungen Eiern durch künstliche Eingriffe willkürlich den einen oder den anderen Geschlechtscharakter aufzudrücken. Nämlich durch Erhöhung, resp. Erniedrigung der Temperatur. Wird dieselbe erhöht (auf 26—28° C.), so werden ♂ Eier gebildet; wird sie aber erniedrigt (auf 14—15° C.), so entwickeln sich in den Ovarien nur ♀ Eier. In dieser Weise kann man willkürlich aus einer „pondeuse femelle" eine „pondeuse mâle" machen und umgekehrt; ja man kann dieselben Individuen mehrmals umwandeln. Dies traf durchschnittlich für etwa 90% der Individuen bei Maupas' Untersuchungen zu. Hier bestimmt also die Temperatur das Geschlecht; dass dies für solche Arten in der Natur eine grosse Rolle spielen muss, ist klar. Es wäre möglich, dass eine derartige Beeinflussung auch noch für andere Thierformen, die von den Jahreszeiten abhängige Entwicklungscyklen durchmachen, Geltung hätte.[4])

Sonst weiss man über die Ursache der Differenzierung des Geschlechts bei anderen Thieren gar nichts; viele Hypothesen wurden aufgestellt; da es aber in vielen Fällen nicht gut möglich ist, zu experimentieren und in anderen Fällen, wo es möglich wäre, die Experimente noch fehlen, so tappt man noch im Dunklen. Bei einigen Thieren bilden sich in demselben Individuum einige Geschlechtszellen männlich, andere weiblich aus; es sind dies die hermaphroditischen Thiere. Wie das kommt, weiss man ebenfalls nicht. Bisweilen sind die Individuen erst ♂, dann ♀ oder umgekehrt; es könnte dies eine Folge davon sein, dass die in dem jugendlichen Organismus auf die Geschlechtszellen ausgeübten Reize andere wären als im späteren Leben und eine verschiedene Ausbildung derselben verau-

lassten; aber schwer ist es zu begreifen, wie (z. B. bei vielen Mollusken) in benachbarten Follikeln, ja in einem und demselben Follikel der Zwitterdrüse einige Zellen zu ♂, andere zu ♀ Elementen sich entwickeln.

Es giebt Organismen, die es nicht wesentlich weiter bringen als zur Sonderung in Geschlechtszellen und zwei Keimblätter, Ektoderm und Entoderm; diese Formen bestehen als erwachsene Thiere nur aus zwei verschieden ausgebildeten Epithelien, einem äusseren und einem inneren, die unmittelbar aus den Keimblättern hervorgegangen sind und jenes die Haut, dieses den Darm dieser Thiere vorstellt. Der ganze Organismus ist nur ein Schlauch, der einen Hohlraum (die Darmhöhle) umschliesst; dieser hat an einer Stelle eine Oeffnung, welche zugleich Mund und After ist: die Nahrung wird durch dieselbe aufgenommen und ebenso die unverdaulichen Reste durch sie ausgestossen. Derartig einfach gebaute Organismen sind vor Allem die Hydroidpolypen. Bei den meisten anderen Thieren ist das zweiblättrige Stadium nur ein Durchgangsstadium: die Differenzierung in Keimblätter ist eine Vorbereitung für die Differenzierung in Organe.

Was die Entwicklung der einzelnen Gewebe und Organe des thierischen Körpers betrifft, so lassen sich in dieser Beziehung gewisse allgemeine Regeln aufstellen, die mit spärlichen Ausnahmen meistens volle Gültigkeit haben. So entsteht aus dem Ektoderm ganz allgemein die ganze Oberhaut (Epidermis) mit allen Epithelien der Hautdrüsen (dieselben bilden sich als Einstülpungen oder Einwucherungen der Oberhaut), ferner das ganze centrale und peripherische Nervensystem und die wichtigsten, die percipierenden Theile der Sinnesorgane (Retina, Gehörepithel, Geruchsepithel), endlich bei den meisten Thieren das Epithel des vordersten und des hintersten Theils des Darmkanals (Stomodaeum und Proctodaeum). Aus dem Entoderm dagegen bilden sich immer oder fast immer der grössere, mittlere Abschnitt des Darmkanals (der Mitteldarm) und als eine Anzahl Ausstülpungen aus demselben die Darmdrüsen, sowohl die kleineren, wie die grösseren (Leber, Pankreas); bei den Wirbelthieren entstehen

ausserdem als Ausstülpungen des Entoderms die Lungen (bei den Fischen die Schwimmblase), die Anlage der Glandula thymus und thyreoidea und endlich durch einen eigenthümlichen, unten zu beschreibenden Abfaltungsvorgang die Rückensaite (Chorda dorsalis).

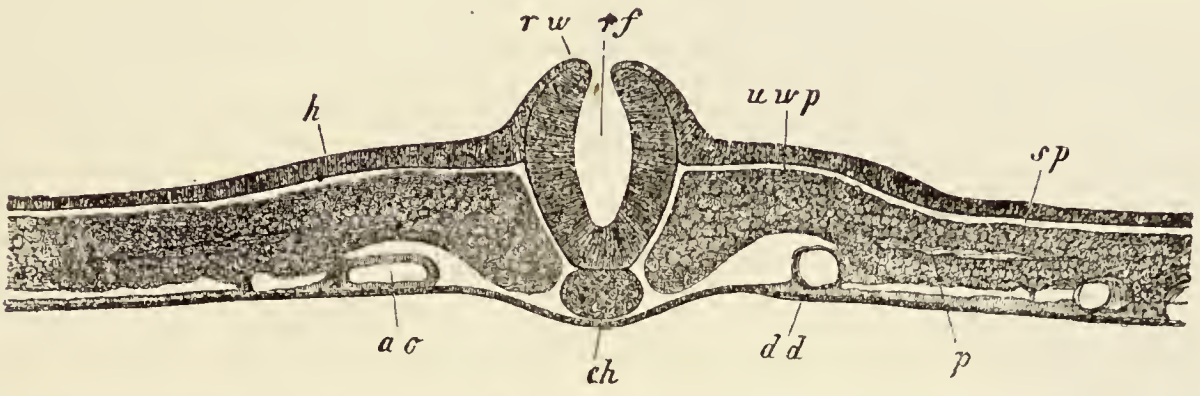
Bei der Entwicklung der Organe muss einerseits die Differenzierung der Zellen zu verschiedenen Funktionen, die histologische Sonderung (welche oft erst in späteren Phasen deutlich erkennbar wird), andererseits die morphologische Sonderung, welche auf der in den verschiedenen Theilen eines Embryos ungleichmässigen Vermehrung der Zellen oder, was dasselbe heisst, auf dem ungleichmässigen Wachsthum beruht, berücksichtigt werden. Das Wachsthum und die Zelltheilungen gehen ja in den verschiedenen Regionen eines Embryos in sehr verschiedener Weise vor sich; beispielsweise ist es klar, dass an den Stellen, wo bei Wirbelthierembryonen die Anlagen der Extremitäten hervorsprossen sollen, die Wachsthumsenergie bedeutender sein muss, die Zelltheilungen lebhafter vor sich gehen müssen, als an der sonstigen Oberfläche der Embryonen.

Wir wollen einige Vorgänge der Organentwicklung näher betrachten und fangen mit der Entwicklung des Centralnervensystems der Wirbelthiere an. Bekanntlich liegt bei den Wirbelthieren das Centralnervensystem (Gehirn und Rückenmark) tief verborgen im Innern des Körpers, von einer häutigen, knorpeligen oder knöchernen Scheide (Skelett) umgeben. Die das Centralnervensystem aufbauenden Zellen liegen bei den jungen Embryonen aber keineswegs drinnen, sondern ganz an der Oberfläche; das Centralnervensystem legt sich nämlich, z. B. bei Vögeln und Säugethieren in der Weise an, dass sich längs der dorsalen Mittellinie des Embryos eine anfangs seichte, später tiefe, von zwei Wülsten begrenzte Furche bildet (die Medullarfurche, resp. Medullarwülste); indem die Ränder der Furche sich immer mehr emporwölben und zuletzt längs der Mittellinie miteinander verwachsen, wird eine geschlossene Röhre (das Medullarrohr) hergestellt, welche natürlich gleich nach ihrer Bildung dicht innerhalb des Ektoderms — oder wie dasselbe jetzt heisst — dicht innerhalb der Epidermis liegt; erst später wird sie von wucherndem Bindegewebe und Muskelanlagen überwachsen und von der Oberhaut ab-

getrennt. Zwei Stadien der Entstehung des Rückenmarkrohrs beim Hühnchen sind in Fig. 74 und 75 in Querschnitten dargestellt.

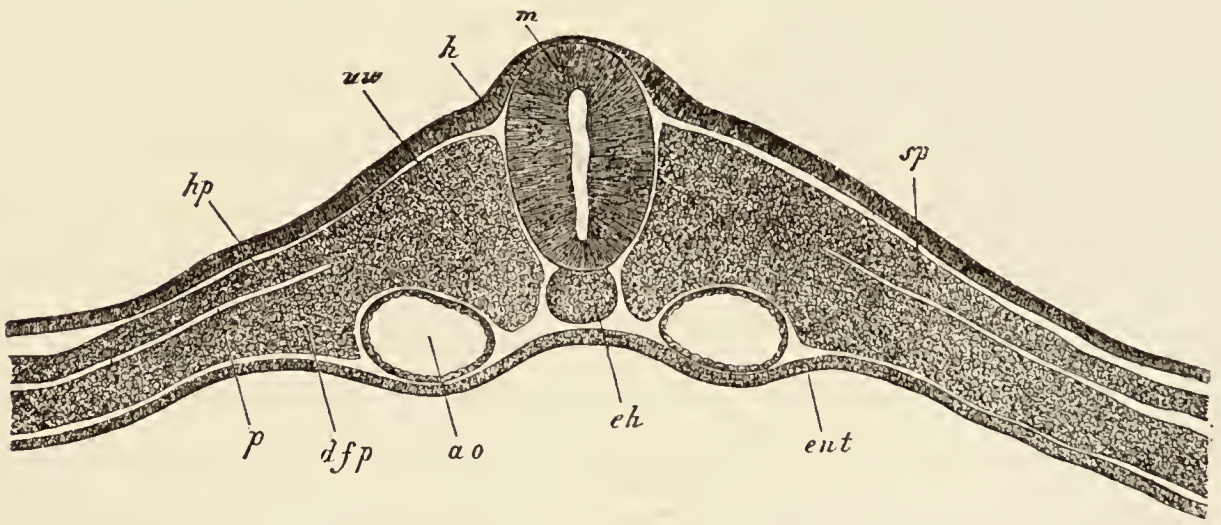
Die Bildung des Centralnervensystems bei den höheren Wirbelthieren, sowie bei Amphibien, Haien und Rochen beruht also auf einer Faltenbildung im Ektoderm; dasselbe stülpt sich längs der dorsalen Mittellinie zur Bildung eines hohlen Rohrs ein und das Lumen der Einstülpung wird in allen diesen Fällen zum Centralkanal des Rücken-

Fig. 74.



Querschnitt eines Hühnerembryos am Schluss des zweiten Tages nach Kölliker (Entwicklungsgeschichte). rw Medullarwülste, rf Medullarfurche, h Ektoderm, dd Entoderm, ao Aorta, ch Chorda, uwp Urwirbelplatten, sp Seitenplatten p Leibeshöhle.

Fig. 75.

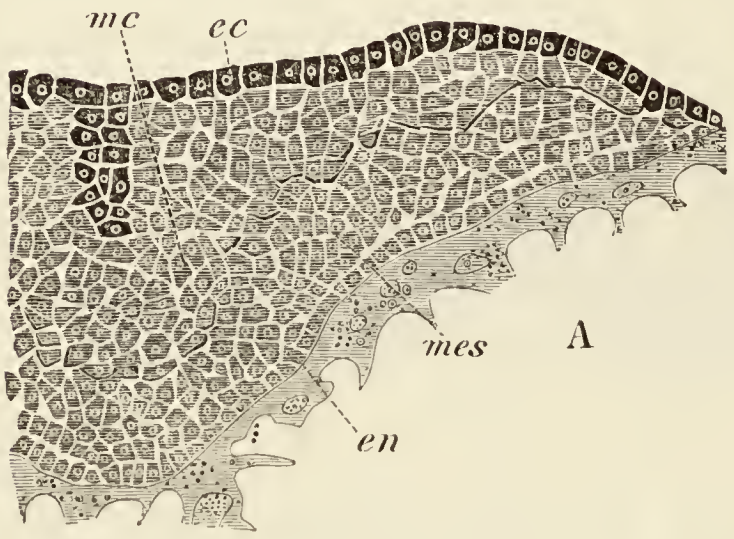


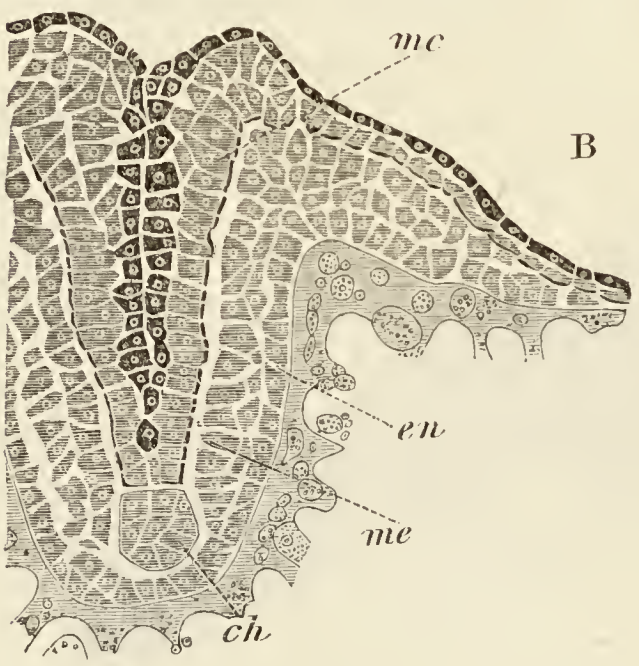
Querschnitt desselben Embryos weiter vorn. Nach Kölliker a. a. O. Bezeichnungen meistens wie oben; ent Entoderm, dfp Darmfaserplatte, hp Hautplatte. Die Rückenwülste haben sich vereinigt, sodass ein geschlossenes Medullarrohr (m) gebildet ist.

marks (resp. zu den Ventrikeln des Gehirns). Solche Faltenbildungen spielen überhaupt bei der Entwicklung der Organe eine ausserordentlich grosse Rolle: viele Organe werden als hohle Ein- oder Ausstülpungen von den primitiven Keimschichten angelegt, wie denn

auch schon in sehr vielen Fällen die Entwicklung der Keimblätter auf einer Faltenbildung beruhte (Einstülpung der Blastula zur Bildung einer Gastrula). Es ist aber auch bemerkenswerth, dass bei der Bildung eines Organs an Stelle einer hohlen Einstülpung auch eine solide Einwucherung stattfinden kann (ebenso wie statt der hohlen Gastrulaeinstülpung eine Einwucherung oder Einwanderung von Zellen bei einigen Thieren vorkam). So auch bei der Bildung des Medullarrohrs. Bei einigen Fischen (Knochenfischen und Neunaugen) entsteht keine hohle Einstülpung, keine Medullarfurche; aber längs der dorsalen Mittellinie wuchern die Ektodermzellen sehr stark und verschieben sich nach innen, sodass sie hier eine dicht innerhalb der Epidermis gelegene, solide Anlage des Centralnervensystems bilden; der Centralkanal und die Ventrikel entstehen in diesem Falle später, indem die Zellen Flüssigkeit zwischen sich ausscheiden und auseinander weichen, sodass ein Hohlraum hergestellt wird. Uebrigens hat ein Forscher, Calberla seinerzeit geglaubt, nachweisen zu können, dass auch bei Knochenfischen eine wirkliche Einstülpung der obersten Schicht des Ektoderms stattfände und nur das Lumen der Einstülpung obliteriert wäre. Seine Figuren, die in unseren Fig. 76 A—B wiedergegeben sind, zeigen dies sehr deutlich und brauchen keine nähere Erklärung; indessen haben neuere Autoren

Fig. 76 A, B.



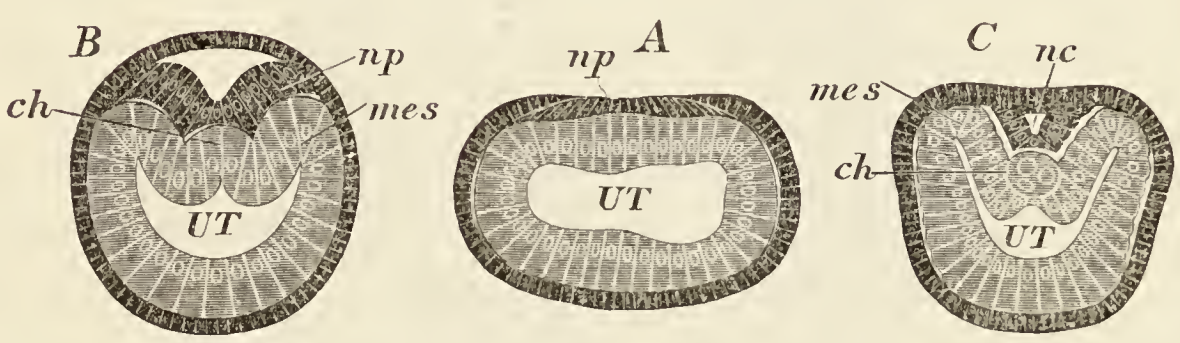


Zwei Querschnitte von Embryonen von Syngnathus, die Bildung d. Rückenmarks erläuternd, nach Calberla aus Balfour's Handbuch. ec Epidermis, en Entoderm, ch Chorda, me „Mesoderm", mc Rückenmarksanlage.

der Auffassung widersprochen. — Eine dritte Modifikation der Bildung des Centralnervensystems finden wir beim Amphioxus (Fig. 77 A—C): hier verwächst das die Epidermis bildende Ektoderm über einer (auch ektodermalen) plattenförmigen Anlage des Centralnervensystems; dieses hat also gleich nach seiner Abschnürung vom übrigen Ektoderm die Form einer länglichen Platte, welche sich erst später zu einem Rohr zusammenschliesst.

Ob nun die Bildung des Centralnervensystems durch Einstülpung eines Rohrs, durch Einwucherung einer soliden Zellmasse oder durch Ueberwachsen einer Platte geschieht, ist nicht von wesentlicher Bedeutung, da der Ursprung des Organs in allen Fällen der gleiche ist und auch das Resultat in den drei Fällen ein wesentlich gleiches wird (von der speziellen Differenzierung abgesehen). Aber dieselben

Fig. 77 A—C.



Drei Querschnitte von Amphioxuslarven in verschiedenen Stadien nach Kowalevsky aus Balfour's Handbuch. UT Urdarm, np Neuralplatte (Anlage des Centralnervensystems), nc der Centralkanal, ch Chorda (oder Anlage derselben), mes Urdarmausstülpungen („Mesoderm").

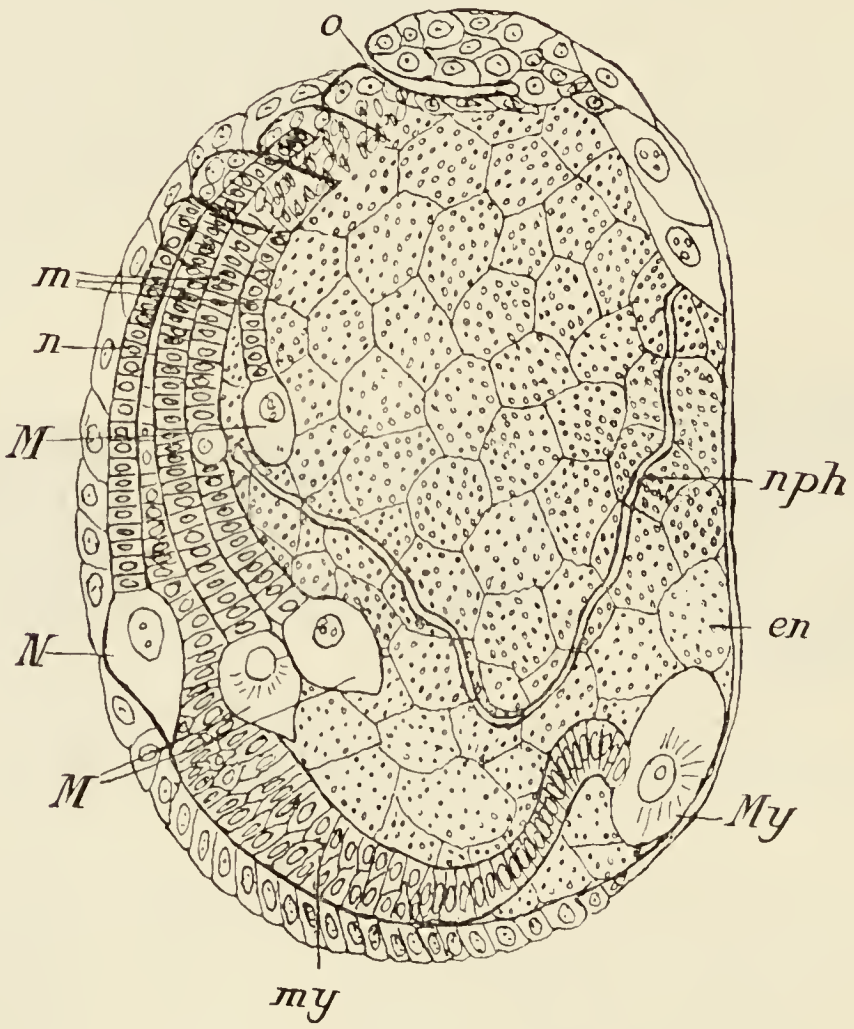
Modifikationen lassen sich auch bei der Bildung anderer Organe bei verschiedenen Thieren nachweisen und sie wurden desshalb hier als Paradigmen angeführt. Beispielsweise sei nur erwähnt, dass bei den Knochenfischen noch eine ganze Reihe anderer Organe, die bei den meisten anderen Wirbelthieren als hohle Ein- oder Ausstülpungen entstehen, sich als solide Einwucherungen bilden und erst später hohl werden.

Wenn sich die Anlage des Centralnervensystems von dem übrigen Ektoderm abgeschnürt hat, geht die histologische Umbildung ihrer Zellen (die ja ursprünglich Epithelzellen waren) an. Es hat eine starke Vermehrung derselben stattgefunden und nur die innerste Schicht um den Centralkanal behält ihre epithelartige Zusammensetzung bei (als

das sogen. Ependym). Die übrigen Zellen nehmen einen ganz anderen Charakter an, treiben Ausläufer und bilden sich grösstentheils in Ganglienzellen um; doch kann hierauf nicht näher eingegangen werden, sondern es muss auf die Lehrbücher der Histologie verwiesen werden. — Die peripheren Ganglien entstehen als Auswüchse vom Centralnervensystem.

Auch bei den wirbellosen Thieren entsteht fast durchweg das Nervensystem aus dem Ektoderm. Bei niederen Formen, wie bei

Fig. 78.



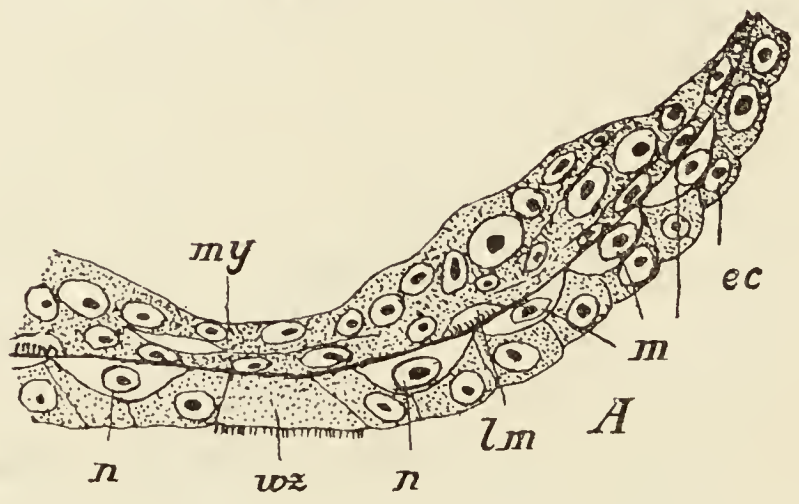
Embryo eines Regenwurms, von der Seite betrachtet, wenig modifiziert nach Vejdovský (Entw. gesch. Untersuch. Prag. 1888—1892). o Mund, nph Urniere, en Entoderm. N Neuroblast, M äussere, My innere Myoblasten (= Urmesodermzellen der Autoren): n, m, my die resp. von N, M, My produzierten Zellreihen. Die Ektodermverdickung oberhalb des Schlundes ist die Anlage des oberen Schlundganglions.

den Hydromedusen und den einfachsten Anneliden, bleibt es auch bei den erwachsenen Thieren in der Oberhaut liegen; meistens wächst es aber von seiner Ursprungsstätte in tiefere Schichten hinein. Eine sehr eigenthümliche Bildungsgeschichte des Nervensystems finden wir bei Gliederwürmern (namentlich bei Regenwürmern und Blut-

egeln). Das Centralnervensystem besteht hier aus zwei morphologisch verschiedenen Theilen: dem über dem Oesophagus gelegenen oberen Schlundganglion (Gehirn) und dem aus zahlreichen Ganglien gebildeten, unterhalb des Darmes gelegenen Bauchstrang; um den Schlund sind diese zwei Theile mit einander verbunden und bilden den Schlundring. Der Bauchstrang entsteht nun in der Form zweier jederseits der ventralen Mittellinie gelegenen Ektodermverdickungen und diese stellen anfangs einfache Zellreihen dar, die hinten je mit einer grossen Zelle (dem Neuroblast) abschliessen (vergl. Fig. 78). Diese Zellreihen (Neuralreihen) sind einzig und allein durch die Thätigkeit der grossen Neuroblasten entstanden; diese produzieren nämlich sehr lebhaft durch Zellknospung kleinere Zellen und zwar immer in der Richtung nach vorn, sodass vor jedem derselben eine einfache Reihe entsteht, die sich erst später verbreitert und verdickt. Hier treffen wir also zum ersten Male solche von grösseren Urzellen oder Teloblasten produzierte Zellreihen; bei Regenwürmern und Blutegeln giebt es mehrere Systeme derselben (ausser N und n noch M und My, m und my in Fig. 78). Die Neuralreihe bildet eine tiefere Ektodermschicht jederseits der Medianlinie und durch ihre Vermehrung entsteht jederseits bald eine Verdickung (Fig. 79 A—B); diese lösen sich später vom Ektoderm (von der Epidermis) ab, werden von der Muskulatur umwachsen und stellen, indem sie mit einander verwachsen, den Bauchstrang her. Es ist höchst eigenthümlich, dass somit jedenfalls die weitaus grösste Masse des Bauchstrangs von zwei frühzeitig differenzierten Embryonalzellen, den Neuroblasten abstammt (wahrscheinlich tritt in die Bildung des Bauchstrangs noch ein früh im Ektoderm zur Entwicklung gekommener Plexus von Ganglienzellen ein). Die Anlage des oberen Schlundganglions entsteht selbstständig, unabhängig von jener des Bauchstrangs aus einer paarigen Ektodermverdickung oberhalb des Schlundes (sichtbar in Fig. 78) und erst später treten die zwei Anlagen durch Nervenfasern mit einander in Verbindung. Bei einigen Meeres-Anneliden, deren Larven mittelst eines vor dem Munde gelegenen Wimperkranzes herumschwimmen, hat sich die merkwürdige Thatsache herausgestellt, dass anfangs ein provisorisches Nervensystem vorhanden ist in der Form zahlreicher, im Ektoderm gelegener Ganglienzellen,

welche Nervenfasern in einen innerhalb des Wimperkranzes gelegenen Ringnerven hineinschicken; wenn sich nun Gehirn und Bauchstrang unabhängig von einander entwickeln, treten sie erst nur mittelbar durch den Ringnerven in Verbindung miteinander; später, wenn der Ringnerv mit dem Wimperkranz zu Grunde geht, behalten sie die Verbindung bei, die also nun eine direkte wird. Zugleich ist es eine

Fig. 79 A, B.



Theile von Querschnitten durch Regenwurm-Embryonen in zwei verschiedenen Stadien. wz wimpernde, an der ventralen Medianlinie befindliche Ektodermzellen. ec gewöhnliche Ektodermzellen, n Neuralreihe, m äussere, my innere Muskelplatten, lm primitive Längsmuskelbündel. In B hat sich aus der Neuralreihe eine ansehnliche Verdickung gebildet; die innere Muskelplatte hat sich in Hautplatte (hp) und Darmfaserplatte (dfp) gespalten.

höchst bemerkenswerthe Thatsache, dass bei solchen Wurmlarven das Gehirn nicht wie bei den Regenwürmern und Blutegeln aus einer paarigen Anlage entsteht, sondern dass verschiedene Anlagen in die Bildung des Gehirns eintreten; alle die bleibenden und provisorischen Sinnesorgane des Kopfes geben nämlich Zellen ab, die sich an der Anlage des Gehirns betheiligen.[5])

Ueberhaupt hat sich das Nervensystem im Thierreich zum Theil (phylogenetisch) in Verbindung mit Sinnesorganen entwickelt; ein

anderer Theil desselben ist wahrscheinlich in Verbindung mit der Muskulatur entstanden.

Auch die Sinnesorgane, jedenfalls die wichtigsten Theile derselben, die die sinnlichen Eindrücke aufnehmenden und weiter befördernden Sinnesepithelien, stammen aus dem Ektoderm. Meistens bilden sich die Sinnesepithelien einfach als Einstülpungen oder Einwucherungen des äusseren Keimblattes; dies ist der Fall mit den Sinnesepitbelien der wirbellosen Thiere und ebenso mit dem Geruchs- und dem Gehörepithel der Wirbelthiere: es bilden sich Geruchsgruben und Gehörgruben als Einsenkungen des Ektoderms; die Geruchsgrube bleibt offen, während die Gehörgrube der höheren Wirbelthiere sich gänzlich schliesst; durch Faltung und ungleichmässiges

Fig. 80 A—C.

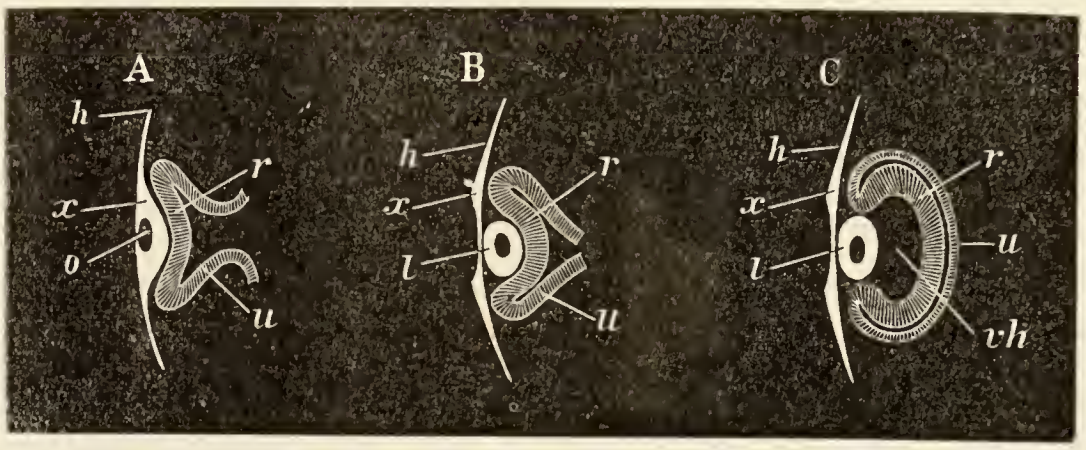


Diagramme der Entwicklung des Auges vom Hühnchen nach Remak (Unters. z. Entw. d. Wirbelth.). h Ektoderm, l Linse. o Linseneinstülpung, x Verdickung an deren Rande, r und u vordere resp. hintere Wand der primitiven Augenblase (Retina, Tapetum nigrum), vh Glaskörper. In C ist die Verbindung mit dem Gehirn nicht getroffen.

Wachsthum kompliziert sich ihre Form. Sehr merkwürdig ist die Bildung des perzipierenden Epithels des Auges, der Netzhaut der Wirbelthiere. Dieselbe entsteht nicht als eine unmittelbare Einsenkung des äusseren Blattes, sondern als eine Ausstülpung des aus dem Ektoderm hervorgegangenen Medullarrohres. Der vorderste Theil desselben (die vorderste primitive Gehirnblase) zeigt sich frühzeitig sehr verbreitert und die Seitentheile desselben heben sich bald deutlich von dem mittleren Theil ab: jene stellen die sogen. primitiven Augenblasen dar und sind die Anlage der Netzhaut, welche also eine Ausstülpung der vorderen Gehirnblase ist (Fig. 80 A). An dieser primitiven Augenblase vollzieht sich nun bald ein merkwürdiger Vorgang: die der Epidermis zugekehrte Wand wird in die

dem Gehirn zugekehrte eingestülpt, sodass aus der einschichtigen Blase eine zweischichtige Schale oder Becher entsteht (Fig. 80 B, C); die äussere Schicht dieses Augenbechers ist dünner und stellt die Anlage des Pigmentepithels dar; die innere ist viel dicker und aus ihr entwickeln sich sämmtliche andere Schichten der Netzhaut. Gegenüber der primitiven Augenblase (Fig. 80 A) verdickt sich das Ektoderm (die Epidermis) und stülpt sich ein zur Bildung einer Grube (der Linsengrube), deren Ränder mit einander verwachsen; so wird eine geschlossene, hohle Blase abgeschnürt (B, C), welche später solid wird, dadurch dass die Zellen der Hinterwand sich zu langen Fasern (den Linsenfasern) entwickeln, welche den Hohlraum ausfüllen und die Vorderwand (das Linsenepithel) erreichen. Das vor der Linse gelegene Ektoderm bleibt dünn und durchsichtig und wird zum Epithel der Cornea.

Als Einstülpungen des Ektoderms entstehen ferner fast immer bei den höheren Thieren die Epithelien des vordersten und des hinteren Theils des Darmkanals (das „Stomodaeum und Proctodaeum“); aber die so gebildeten Abschnitte des Darmkanals können bei verschiedenen Thieren von sehr verschiedener Länge und Beschaffenheit sein. Beim Menschen und bei den Säugethieren z. B. stammt nur das Epithel der Mundhöhle — und nicht einmal der ganzen Mundhöhle, da das Epithel der Zunge entodermalen Ursprungs ist — sowie dasjenige der Anuseinbuchtung vom Ektoderm her; dagegen umfasst das ektodermale Stomodaeum bei den meisten Insekten folgende Abschnitte des Darmkanals: die Mundhöhle, die Speiseröhre, den Kropf und den Vormagen (Proventriculus), während sich der ektodermale Hinterdarm vom After bis unmittelbar vor die Einmündungsstelle der Malpighi'schen Schläuche erstreckt. Die ektodermalen Theile des Darmkanals der Insekten sind gewöhnlich daran zu erkennen, dass sie — ebenso wie die Oberhaut dieser Thiere — von einer Chitinhaut überzogen sind — die Oberhaut auswendig, das Darmepithel an der Innenseite.

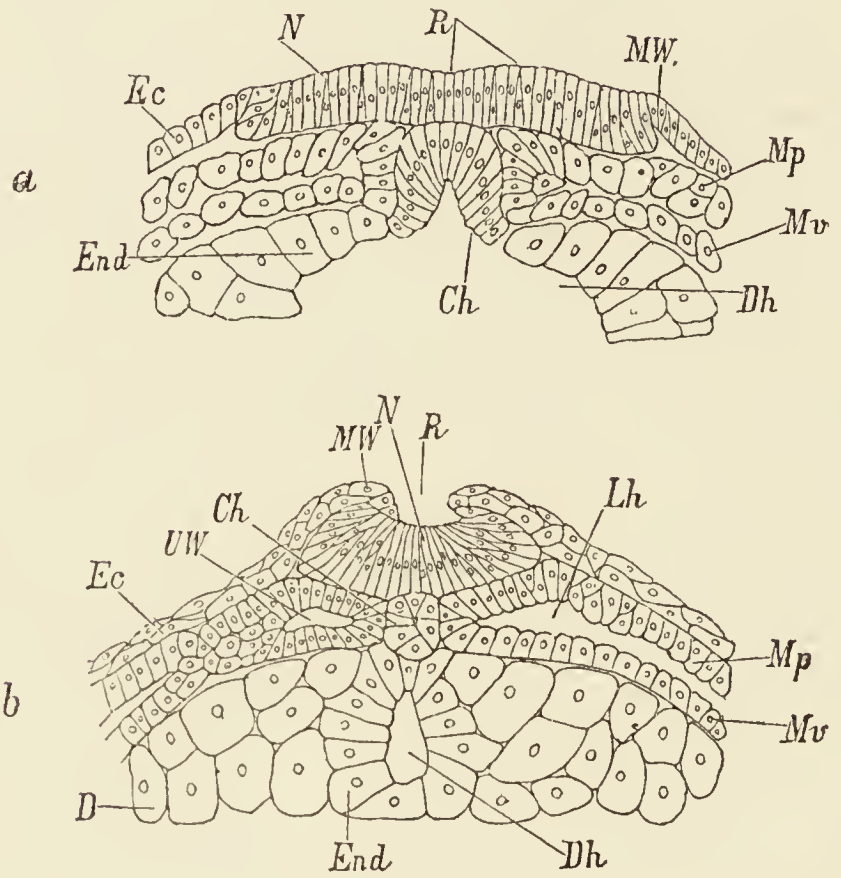
Aus dem Entoderm entsteht zunächst fast durchweg das Epithel des (gewöhnlich grössten) mittleren Abschnittes des Darmkanals (das „Mesenteron“). Die Weise, in welcher die Bildung des

Mitteldarmrohrs zu Stande kommt, ist verschieden, je nach der Art, in welcher die Furchung und die Bildung der Keimblätter vor sich ging. Am einfachsten liegen die Verhältnisse, wenn eine typische Gastrulabildung durch Invagination stattfindet: in solchen Fällen wird ja gleich von Anfang an ein röhrenförmiger Urdarm oder Mitteldarm gebildet. Wenn das Entoderm — wie bei Bonellia, Fig. 59 — nach einer stark inaequalen Furchung aus wenigen, grossen, dottererfüllten Zellen besteht, so geht zunächst Hand in Hand mit der Resorption des Dotters eine Vermehrung dieser Zellen und erst später, nach bedeutend vorgeschrittener Dotterresorption, bildet sich im Innern des Entoderms eine Höhle aus. Bei den discoidal gefurchten Eiern endlich liegen ja anfangs die Keimblätter als flache Blätter über einander — von solchen Eiern wurde die Benennung „Keimblätter“ hergenommen — und das Urdarmlumen ist erst ein Spalt zwischen dem Entoderm und dem ungefurchten Dotter (Fig. 48 B); erst später hebt sich der mittlere Theil des Entoderms empor, bildet eine Falte, die Darmrinne, und noch später erst schliessen sich die Ränder dieser Rinne, sodass ein geschlossenes Rohr entsteht. Ein ganz ähnlicher Vorgang also, wie derjenige, durch welchen das Centralnervensystem der Wirbelthiere entsteht.

Als Ausstülpungen des Mitteldarms, also aus dem Entoderm, entstehen die in denselben einmündenden Drüsen, die Leber, das Pankreas u. s. w.; bei den Wirbelthieren sind ferner als Ausstülpungen des entodermalen Darmabschnitts zu verzeichnen: die Lungen (resp. die Schwimmblase der Fische) und die Glandula thymus und thyreoidea (wenn gesagt wird, dass diese Organe aus dem Entoderm entstehen, ist damit excl. Gl. thymus nur der epitheliale Theil derselben gemeint). Durch einen eigenthümlichen Abfaltungsvorgang entsteht endlich aus dem Entoderm bei den Wirbelthieren die Rückensaite (Chorda dorsalis). Typisch ist diese Entwicklung des genannten Organs namentlich bei niederen Wirbelthieren (Amphibien, Amphioxus) zu erkennen. In Fig. 81 a—b sind zwei Stadien der Entwicklung der Chorda beim Wassersalamander dargestellt. Die Figuren stellen Querschnitte von dem dorsalen Theil der Embryonen dar; in a wird das Lumen des Urdarms an der dorsalen Medianlinie von einer eigenthümlichen Zellgruppe (Ch) begrenzt, welche deutlich

genug dem Entoderm angehörig ist, sich aber schon recht deutlich gegen die übrigen, diesem Keimblatt zugehörigen Zellen abgrenzt. In b hat sich das Darmentoderm unterhalb der Chordaanlage von

Fig. 81.



Querschnitte von Triton-Embryonen nach O. Hertwig aus Claus a. a. O. Ec Ektoderm, End Entoderm, D Dotterzellen, Dh Darmhöhle, Lh Leibeshöhle, Mp Hautplatte, Mv Darmfaserplatte, Ch Chorda, UW Urwirbel, N Neuralplatte, R Medullarfurche, MW Medullarwülste.

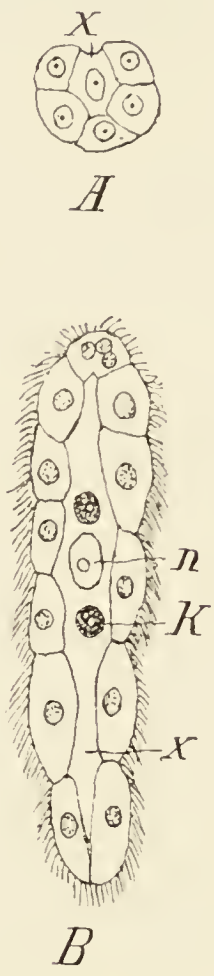
rechts und links vereinigt, sodass diese nicht mehr zur Begrenzuug des Urdarmlumens beiträgt.

Anmerkungen

1) Es giebt unter den echten Metazoën Organismen, die — wahrscheinlich durch Parasitismus — derartig reduziert sind, dass sie es in ihrer Entwicklung nicht viel weiter gebracht haben, als bis zu einem Zustand, in welchem sie aus einer inneren Masse von Keimzellen und einer äusseren Umhüllungsschicht bestehen; von einer Sonderung in Keimblätter thäte man am besten hier nicht zu reden. Solche Organismen sind die Dicyemiden und die

Orthonectiden, lauter Schmarotzer bei wirbellosen Thieren. Die Orthonectiden haben an der Innenseite eines äusseren, flimmernden Epithels eine sehr spärliche Muskelschicht und eine Masse von Keimzellen (die sich zu Eiern oder Spermatozoën umbilden); den Dicyemiden fehlt die Muskelschicht, und eine grosse Achsenzelle produziert hier die Keimzellen, welche in jener liegen bleiben (Fig. 82 B). Bei der Entwicklung, sowohl der Dicyemiden wie der Orthonectiden, findet ein Vorgang statt, der mit der Gastrulabildung durch Epibolie (z. B. bei den Muscheln) grosse Aehnlichkeit hat: eine Zelle wird von den anderen Furchungszellen umwachsen und eingeschlossen (Fig. 82 A) und man hat denn auch die eingeschlossene Zelle als Entoderm, die Umhüllung als Ektoderm und die betreffenden Thierformen als sehr primitive deuten wollen. Da jedoch die eingeschlossene Zelle nur Keimzellen produziert — und bei den Orthonectiden zugleich die dünne Muskelschicht — so ist eine solche Deutung recht gewagt und wenigstens gänzlich unbewiesen. Diese Schmarotzer sind wahrscheinlich heruntergekommene Formen, die wegen ihrer Lebensverhältnisse keine Sonderung in Keimblätter nöthig haben, wohl aber eine Sonderung in Geschlechtszellen und vegetative Zellen (Hüllzellen). — Vergl. É. van Beneden, Bull. de l'acad. de Belgique, Sér. 2, Tom. 41—42, sowie Arch. de Biol. Vol. 3, 1882. — Metschnikoff, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 35, 1881. — Julin, Arch. de Biol. Vol. 3, 1882. — Whitman, Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 4, 1882.

Fig. 82 A, B.



Zwei Stadien aus der Entwicklung der (wurmförmigen) Embryonen von Dicyema nach Éd. van Beneden (Bull. de l'acad. de Belgique. Sér. 2. Tom. 41—42). A Stadium, wo die Zelle (x) noch nicht ganz eingeschlossen ist. B weiteres Stadium: die Zelle x ist ganz von den wimpernden Hüllzellen eingeschlossen; n deren Kern; zwei Keimzellen (k) liegen schon in ihr.

[2]) Vergl. Boveri, Befruchtung. Ergebnisse d. Anat. u. Enw. gesch. 1891, sowie Sitzungsber. d. Gesellschaft f. Morph. u. Physiol. in München, Bd. 8, 1892. — V. Herla, Arch. d. Biol., Tom. 13, 1894. — Grobben (Moina), Arbeiten a. d. zool. Instit. Wien, Bd. 2, 1879. — Bütschli (Sagitta), Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 23, 1878. — Maas (Spongien), Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 7, 1894. — Brauer (Skorpion), Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1894. — Es wäre werthvoll zu untersuchen, inwiefern bei anderen Formen mit frühzeitig erkennbaren Genitalzellen ähnliche Kerndifferenzierungen wie bei Ascaris auftreten. Bei Cyclops scheint es nach Haecker (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39, 1892) der Fall zu sein.

3) Vergl. hierzu Bergh, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44, 1886. — Heymons, ibid., Bd. 53, 1891, sowie Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 1893.

4) Vergl. Maupas, Comtes rendus, Tom. 113, 1891.

5) Vergl. Wilson, The Embryology of the Earthworm. Journ. of Morph. Vol. 3, 1890. The Cell-Lineage of Nereis, ibid. Vol. 6, 1892. — Bergh, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 50, 1890. — Kleinenberg, die Entstehung des Annelids etc., ibid. Bd. 44. — Vejdovský, Entwicklungsgeschichtl. Untersuch., Prag 1888—1892.

X

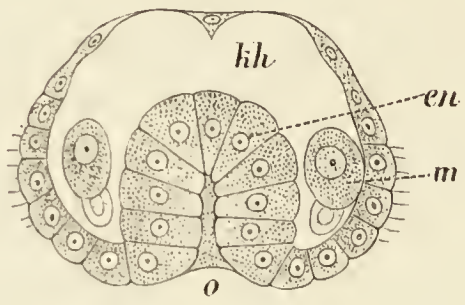
Organe und Gewebe, die nicht unmittelbar aus den Keimblättern, sondern durch Vermittlung kollektiver Anlagen hervorgehen — Entwicklung der Muskulatur, Excretionsorgane, Leibeshöhle, Gefässe, Bindegewebe — Wachsthum mittelst Urzellen (Teloblasten) — Segmentierung

Während für gewisse, im vorhergehenden Abschnitte besprochene Organe oder Organtheile angegeben werden konnte, dass sie immer oder fast immer aus demselben Keimblatt entstehen, so ist das dagegen für eine Reihe anderer Organe und Gewebe nicht der Fall. So zunächst für die Muskulatur: dieselbe kann in den einfachsten Fällen entweder direkt aus dem Ektoderm oder direkt aus dem Entoderm stammen. So giebt es viele Coelenteraten, bei denen sowohl das Ektoderm wie das Entoderm Muskulatur zur Entwicklung bringt, indem sich Zellen beider Blätter als Epithelmuskelzellen ausbilden (an ihrer Basalfläche Muskelfasern bilden). Dies ist nicht nur bei den echt zweiblättrigen Hydroidpolypen der Fall, sondern auch bei den Medusen und Korallenthieren, welche zwischen Ekto- und Entoderm eine gallertige oder bindegewebige Zwischensubstanz zur Entwicklung bringen (letztere enthält bei den craspedoten Medusen keine Zellen; bei den anderen Formen aber enthält sie zahlreiche Bindegewebszellen, die jedenfalls bei den Anthozoën vom Ektoderm eingewandert sind). Bei den Rippenquallen entstehen dagegen reichlich verästelte Muskelfasern in der Gallertsubstanz. — Ebenso entsteht bei Regenwürmern die Ringmuskulatur direkt aus Ektodermzellen (aus den Zellreihen m in Fig. 78) und auch die Muskulatur der grossen Hautdrüsen der Amphibien geht nach dem übereinstimmenden Zeugniss zahlreicher Autoren durch direkte Umbildung von Ektodermzellen hervor.

In den meisten Fällen entwickelt sich aber die Muskulatur nicht direkt aus den Keimblättern, sondern es wuchert zwischen die beiden Keimblätter — gewöhnlich von der Region des Blastoporus ausgehend — ein embryonales Gewebe hinein, aus welchem sich später Muskulatur, bindegewebige Substanzen, Gefässanlagen, Peritoneum (Bekleidung der Leibeshöhle), oft auch drüsige Gebilde und Geschlechtsorgane herausdifferenzieren. Einige Beispiele seien näher analysiert, um diese Vorgänge zu erläutern.

In vielen Fällen (namentlich bei Anneliden und Mollusken) wird schon während der Furchung eine Zelle deutlich von den anderen unterschieden, an der Grenze der grösseren (ektodermalen) und der kleineren (entodermalen) Furchungskugeln; sie theilt sich in zwei Hälften und diese werden etwa gleichzeitig mit der Einstülpung

Fig. 83.



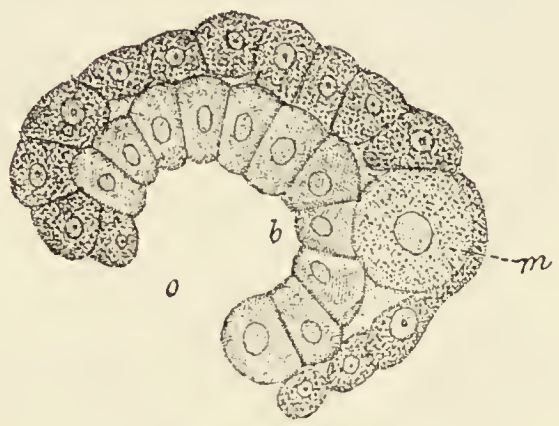
Gastrula von Planorbis nach Rabl a. a. O. kh Furchungshöhle, o Blastoporus, en Entoderm. Jederseits die zwei „Urmesodermzellen“ und die zwei vor diesen gelegenen Urnierenzellen (m).

oder Umwachsung des Entoderms von der Oberfläche ausgeschlossen, zwischen Ektoderm und Entoderm in die Furchungshöhle (falls eine solche vorhanden ist) hineingeschoben und sie liegen dann symmetrisch rechts und links zur Hauptebene des bilateralen Embryos. In Fig. 83 ist eine fertig gebildete Gastrula der Tellerschnecke (Planorbis) dargestellt, bei welcher jederseits in der Furchungshöhle zwei Descendenten der ursprünglichen grösseren Zelle sichtbar sind. Die grösseren dieser Zellen (m) sind zur Bildung der Urnieren, der provisorischen Excretionsorgane bestimmt; die hinteren, kleineren Zellen vermehren sich sehr lebhaft und füllen bald als ein Gewebe spindelförmiger und rundlicher Zellen den grössten Theil der Furchungshöhle aus; sie liefern später viele Gewebe: Muskulatur, Bindegewebe, die bleibende Niere, das Gefässsystem, die Geschlechts-

organe. Hier hat sich also zwischen Ektoderm und Entoderm ein embryonales Gewebe eingeschoben — von zwei ursprünglichen Zellen abstammend — welches sich später in verschiedene Anlagen zerlegt.

Eine ähnliche frühzeitige Sonderung verschiedener Gewebe aus wenigen Urzellen oder Teloblasten findet bei den Anneliden statt[1]). Während der Furchung sondern sich hier nicht weniger als zehn solcher Zellen, welche alle gemeinsame Abstammung von einer einzigen der ursprünglichen 4 oder 8 Furchungskugeln haben (sehr deutlich ist dies z. B. bei Clepsine). Zwei dieser Zellen werden wie bei der Tellerschnecke in die Tiefe geschoben, die anderen acht bleiben im Ektoderm liegen. Fig. 84 stellt das Gastrula-

Fig. 84.

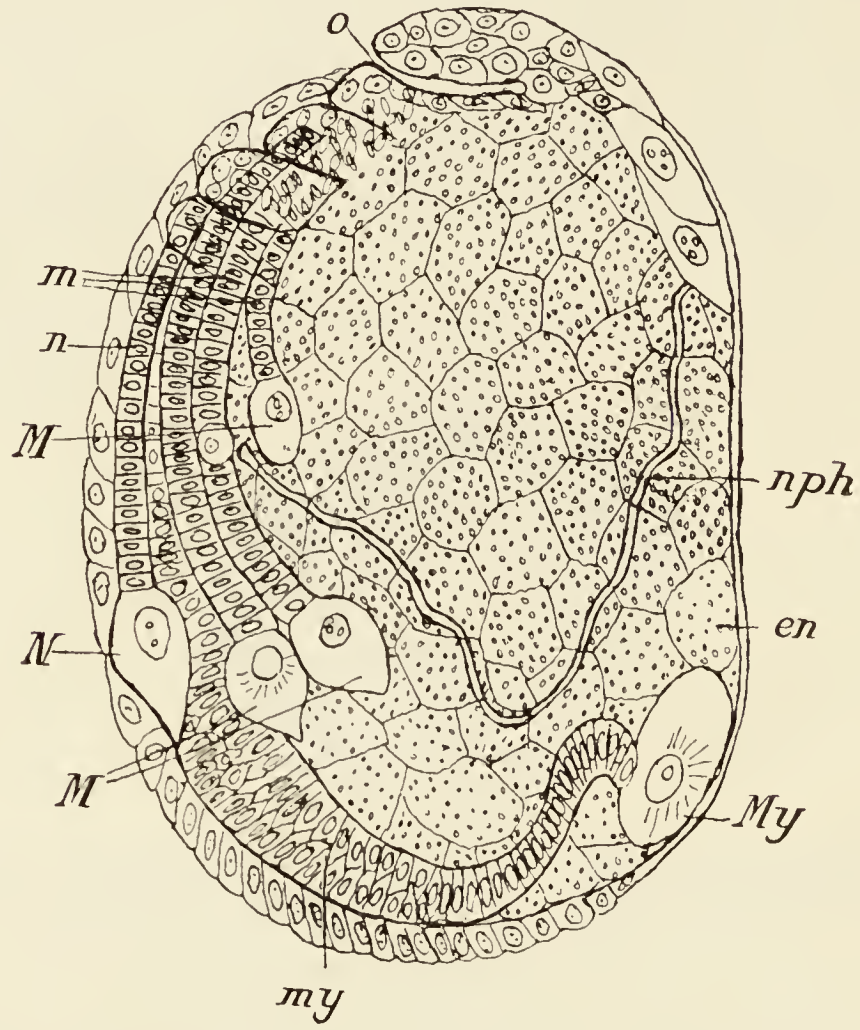


Gastrula vom Regenwurm (optischer Längsschnitt). b Entoderm, u Urmund, o Blastoporus, m innerer Myoblast. Nach Kowalevsky (Embryol. Studien).

stadium eines Regenwurms dar (von der linken Seite gesehen): zwischen Ektoderm nnd Entoderm sieht man eine grosse Zelle (m); die andere ist nicht sichtbar (liegt hinter jener) und das System der acht im Ektoderm liegen bleibenden ist noch nicht fertig differenziert, zeigt sich aber sehr deutlich in Fig. 85, N, M (My dieser Figur ist dieselbe Zelle wie m in Fig. 84). Alle diese Zellen haben das gemeinsam, dass sie sehr frühzeitig anfangen, durch sehr ungleiche Zelltheilungen oder Zellknospungen kleinere Zellen in der Richtung nach vorn zu produzieren, welche — gemäss der Thatsache, dass immer neue den alten nachgeschoben werden — zu regelmässigen Längsreihen geordnet sind (n, m, my). Ebenso wie die Teloblasten N und M, so liegen auch die aus ihnen entspringenden Zellreihen n und m im Ektoderm, während die Reihe my ebenso wie ihre Urzelle My zwischen Ektoderm

und Entoderm gelagert ist (vergl. die Querschnitte Fig. 86, A—B). Später wird die Anordnung der kleineren Zellen zu einfachen Reihen aufgegeben, indem Theilungen derselben in der Querrichtung des Embryos stattfinden; dies hat schon für die Reihe my im vorderen Theile desselben angefangen, wo 2—3 Zellen neben einander liegen.

Fig. 85.

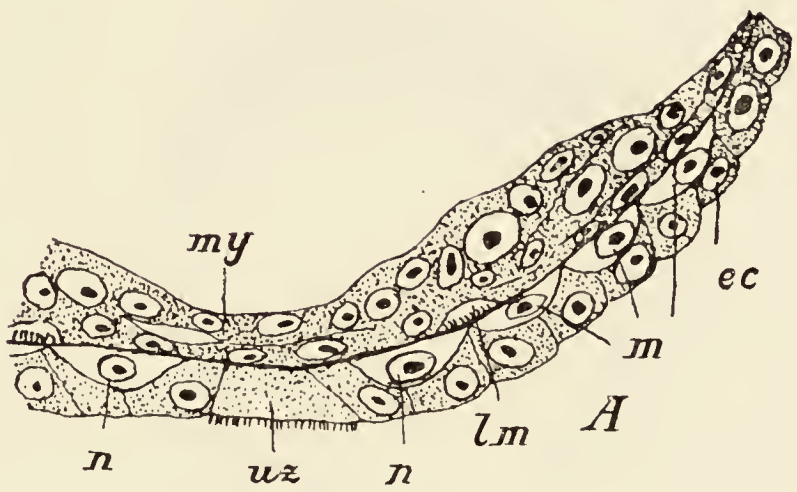


Embryo eines Regenwurms, von der Seite betrachtet, wenig modifiziert nach Vejdovský (Entw. gesch. Untersuch. Prag. 1888—1892). o Mund, nph Urniere, en Entoderm. N Neuroblast, M äussere, My innere Myoblasten (= Urmesodermzellen der Autoren); n, m, my die resp. von N, M, My produzierten Zellreihen. Die Ektodermverdickung oberhalb des Schlundes ist die Anlage des oberen Schlundganglions.

Die weitere Entwicklung der aus den Teloblasten entspringenden Zellreihen findet nun in folgender Weise statt: aus der zumeist mediad gelegenen der 4 äusseren und vorderen (n) entsteht der Bauchstrang (jedenfalls die weitaus grösste Masse desselben), wie schon oben geschildert wurde; diese Zellreihe wird desshalb als Neuralreihe und ihre Urzelle als Neuroblast bezeichnet. Die drei mehr lateral gelegenen Zellreihen (m) gehen in der Bildung der Ringmuskulatur auf[2]), indem ihre Zellen sich zu langen, abgeplatteten Elementen

entwickeln (diese Ausbildung derselben hat schon in Fig. 86 B begonnen) und man kann desshalb diese drei Zellreihen zusammen als äussere Muskelplatten, ihre Teloblasten (M) als äussere oder vordere Myoblasten bezeichnen. Weit verwickelter sind aber die Umbildungen, welche die zwischen Ektoderm und Entoderm gelegenen Zellreihen my durchmachen. Da dieselben ihrer Hauptmasse nach in der Bildung von Muskelgewebe aufgehen, kann man

Fig. 86.



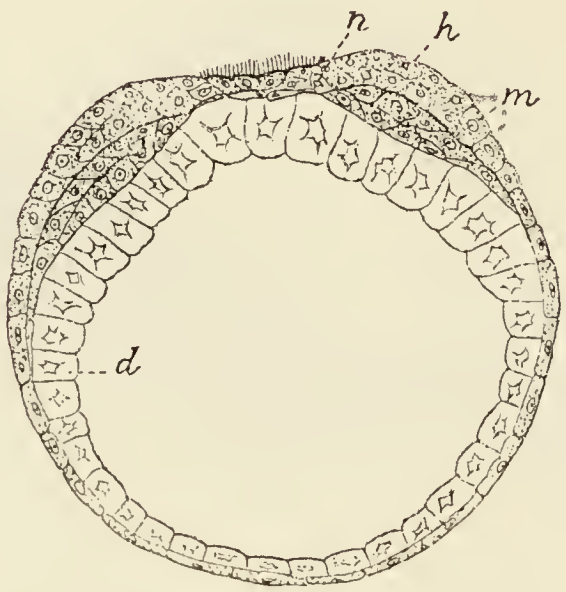
Theile von Querschnitten durch Regenwurm-Embryonen in zwei verschiedenen Stadien. wz wimpernde, an der ventralen Medianlinie befindliche Ektodermzellen. ec gewöhnliche Ektodermzellen, n Neuralreihe, m äussere, my innere Muskelplatten, lm primitive Längsmuskelbündel. In B hat sich aus der Neuralreihe eine ansehnliche Verdickung gebildet; die innere Muskelplatte hat sich in Hautplatte (hp) und Darmfaserplatte (dfp) gespalten.

sie passend als innere Muskelplatten und ihre Urzellen als innere oder hintere Myoblasten bezeichnen; es gehen aber ausser der Muskulatur noch zahlreiche andere Gebilde aus ihnen hervor.

Ursprünglich war ja die Zellreihe my einfach, bald aber finden, wie erwähnt, reichliche Zelltheilungen in querer Richtung statt, so dass eine breite zellige Platte entsteht; indem nun auch bald die

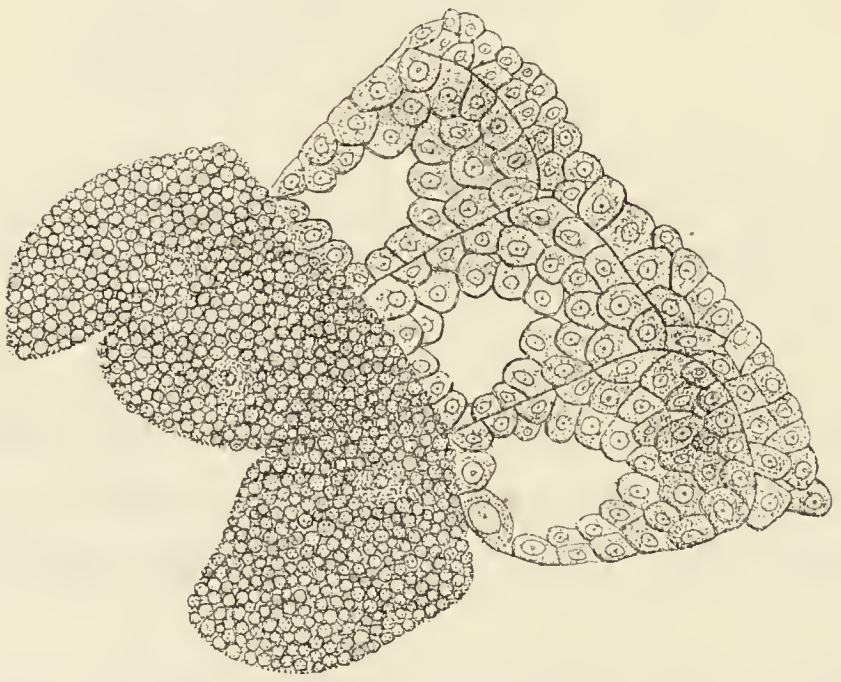
Platte sich in zwei oder mehrere Schichten spaltet, kommt ein dicker Streifen jederseits der ventralen Medianlinie zwischen Ektoderm und Entoderm zu liegen (vergl. den Querschnitt Fig. 87). Nun grenzen sich in diesem Streifen regelmässige, hinter einander liegende Abschnitte ab, die sog. Ursegmente, welche ursprünglich solide Zellgruppen sind; bald tritt jedoch in jeder derselben ein Hohl-

Fig. 87.



Querschnitt eines Regenwurm-Embryos nach Kowalevsky (Embryol Studien an Würmern u. Arthrop.). Die Spaltung der Muskelplatten (m) fängt eben an. d Entoderm, h Ektoderm, n Anlage des Bauchstrangs jederseits der Flimmerrinne an der Bauchseite.

Fig. 88.



Theil eines sagittalen Längsschnittes von Euaxes (Rhynchelmis); die Spaltung der Ursegmente hat eben stattgefunden. Die drei grossen, körnigen Zellen links sind Entodermelemente.

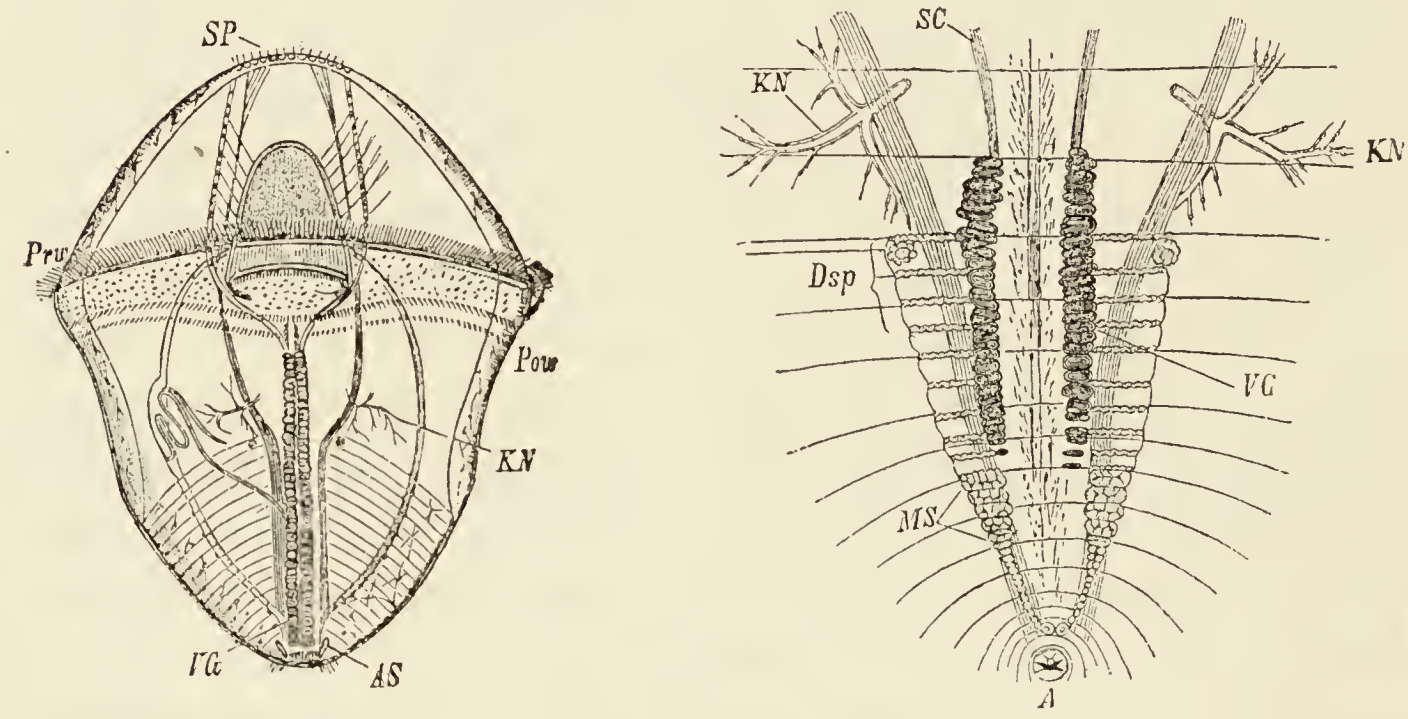
raum auf; diese Hohlräume sind die ersten Anfänge der segmentierten Leibeshöhle des Thieres, in welcher die Eingeweide aufgehängt sind. Die Spaltung der Ursegmente ist deutlich in Fig. 88 sichtbar; durch das Auftreten der Hohlräume werden in jedem Ursegment vier Theile unterscheidbar; eine innere, dem Entoderm sich anschliessende Schicht, die Darmfaserplatte; eine äussere, dem Ektoderm anliegende Schicht, die Hautplatte und eine Vorder- und Hinterwand, welche an das vorn, resp. hinten anstossende Ursegment grenzen und mit der Hinterwand, resp. Vorderwand desselben zusammen ein vorderes und ein hinteres Septum (Dissepiment) bilden. Die Ursegmente verwachsen schliesslich von rechts und links in der ventralen und dorsalen Medianlinie und die demgemäss anfangs hier vorhandenen Längssepta werden sehr bald aufgelöst, so dass die Höhlen der rechten und linken Seite segmentweise mit einander verschmelzen. Diese Ursegmente bleiben bei den Regenwürmern beim erwachsenen Thier bestehen; es findet sich hier eine Leibeshöhle, die durch quere Septa in segmentale Abschnitte zerlegt ist, so dass alle die eben erwähnten, durch die Spaltung der Ursegmente entstandenen Theile noch unterscheidbar sind. Bei einigen anderen Würmern (z. B. Echiuriden) verläuft die erste Bildung der inneren Muskelplatten in ganz entsprechender Weise; auch findet eine gleiche Sonderung in Ursegmente und Spaltung derselben statt (vergl. Fig. 89 und deren Erklärung); aber später werden hier die Dissepimente aufgelöst, so dass die Leibeshöhle in späteren Entwicklungsstadien und beim Erwachsenen unsegmentiert ist.

Eine bemerkenswerthe Thatsache ist, dass bei den meisten gegliederten Thierformen die Segmentierung anfangs eine innere ist und dass erst später die äussere Gliederung auftritt. Doch zeigen sich bei vielen Insekten die die äussere Gliederung bezeichnenden Furchen ausserordentlich früh, bevor noch Ursegmente, ja bevor noch die Keimblätter gesondert sind.

Wir kehren zu den in Ursegmente gespaltenen inneren Muskelplatten der Gliederwürmer zurück. Aus denselben entstehen sehr verschiedene Gewebe und Organe. Zuerst legt sich aus den dem Ektoderm zunächst liegenden Zellen die Längsmuskulatur des Hautmuskelschlauchs an (die Bildung von Muskelfibrillen, mu, hat schon

in den Stadien 86, A—B, zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie angefangen); ebenso geht aus den dem Entoderm zunächst liegenden Zellen die Darmmuskulatur hervor, die an einigen Stellen zu grosser Mächtigkeit anwächst. Die die Leibeshöhle begrenzende Schicht bildet sich epithelartig aus und stellt das Peritonealepithel dar, welches in verschiedenen Regionen verschiedenen histologischen Charakter annimmt. Das Peritoneum hat bei vielen Anneliden eine exkretorische Funktion, und auch die spezialisierten Exkretionsorgane, die sog. Segmentalorgane entwickeln sich jedenfalls grösstentheils aus Zellen,

Fig. 89 A, B.



A B

Larve von Echiurus nach Hatschek aus Claus a. a. O. Prw praeoraler, Pow postoraler Wimperkranz, SP Scheitelplatte, KN Kopfniere, VG Anlage des Bauchstrangs, AS Analsäcke. B Die Bauchregion einer jungen Echiuruslarve. Bezeichnungen wie oben, ausserdem A After, MS Ursegmente, vorn gespalten, Dsp Dissepimente, SC Schlundcommissur.

die ursprünglich die Leibeshöhle begrenzten. Anfänglich sind es solide Zellstränge, die sich später aushöhlen. Mit dieser Anlage kann sich eine Einstülpung der Epidermis verbinden, um die Endblase zu bilden. Auch die Geschlechtsorgane entstehen als Wucherungen des Peritoneums; die Geschlechtszellen werden hier erst in verhältnissmässig späten Stadien erkennbar und differenzieren sich aus dem Peritoneum an bestimmten Stellen (an der Hinterseite der Septa bestimmter Segmente) heraus. Endlich entstehen die grösseren Blutgefässe als anfangs solide Wucherungen in der Darmfaserplatte: es

bilden sich hier an bestimmten Stellen Zellstränge, die sich später aushöhlen und mit Blutflüssigkeit füllen; durch Auswanderung von Zellen und Ausscheidung von Interzellularsubstanz entsteht Bindegewebe.

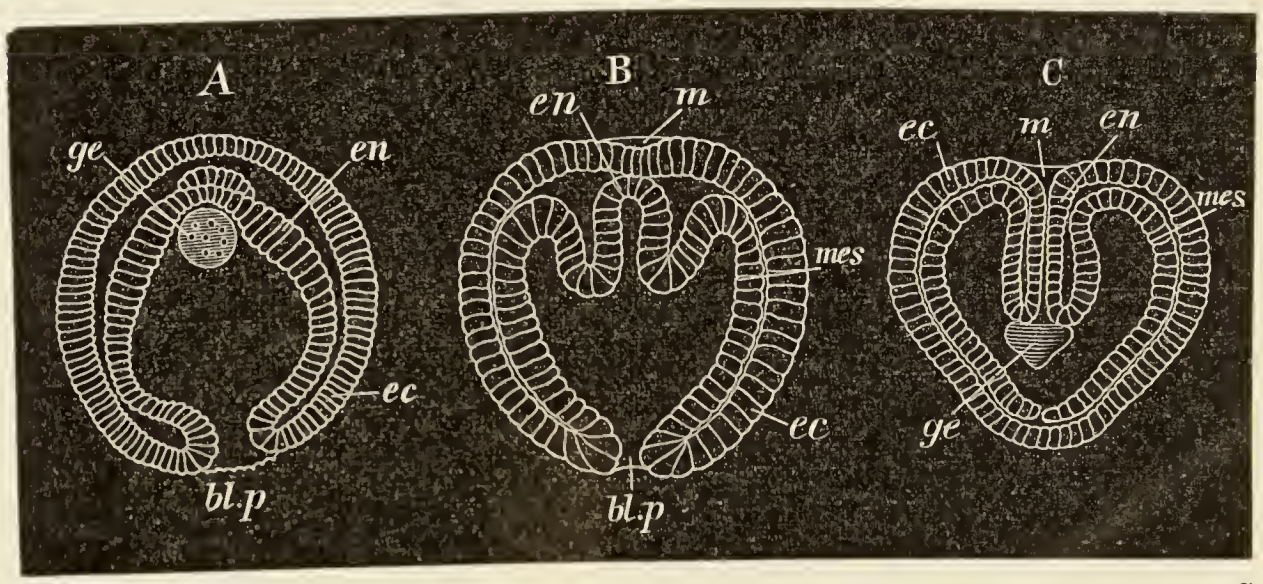
Bei vielen Meeres-Anneliden und bei einigen Süsswasser-Formen entstehen während der Furchung Teloblasten, die hier eine ähnliche Bedeutung haben, wie beim Regenwurm, sich aber frühzeitig in kleinere Zellen auflösen, die dann weiterwachsen. Trotzdem kann man in vielen Fällen deutliche Zellreihen unterscheiden. Bei vielen Meeres-Anneliden findet keine solche typische Spaltung der inneren Muskelplatten wie bei den Regenwürmern statt, sondern ein mehr unregelmässiges Wachsthum derselben. — Bei vielen Crustaceen treffen wir auch Teloblasten, sowohl äussere, wie innere mit ihren Descendenten, und zwar bisweilen in einer viel grösseren Anzahl als bei den Anneliden: so finden sich z. B. bei Mysis 8 Urzellen der inneren Muskelplatten und 17 oder 19 im Ektoderm gelegene Teloblasten. Eine Beziehung der letzteren zu bestimmten Organsystemen wurde hier nicht nachgewiesen (nur entsteht der Bauchstrang jedenfalls aus den medialen Teloblasten); die inneren Muskelplatten produzieren etwa dieselben Gebilde wie bei den Anneliden. Alle Teloblasten werden dicht am Vorderrande des Blastoporus differenziert, wo Ektoderm und Entoderm ineinander übergehen.

Auch bei den luftathmenden Arthropoden geht meistens die Bildung der Muskelplatten von den Rändern des Blastoporus aus, dort wo Ektoderm und Entoderm aneinander stossen. Einige Autoren deuten demgemäss ihren Ursprung als ektodermal, andere als entodermal — geradeso wie dies auch bei den Anneliden der Fall ist. Die Blastoporusgegend ist also auch hier eine Wucherungszone, von welcher aus neue Bildungsmassen in's Innere verschoben werden. Bei den Arthropoden sondern sich die Muskelplatten in ähnlicher Weise wie bei den Anneliden in Ursegmente und produzieren ziemlich entsprechende Gebilde.[3])

Wir haben somit schon hier eine Reihe von Fällen, in welchen Organe und Gewebe sich nicht direkt aus den Keimblättern ausdifferenzieren, sondern aus einer indifferenten, embryonalen Zellmasse, die sich zwischen beide

Keimblätter einschiebt und von welcher es in vielen Fällen schwer zu sagen ist, ob sie vom Ektoderm oder vom Entoderm herstammt. Gewöhnlich wird nämlich die Zellmasse vom Rand des Blastoporus aus gebildet, wo die Keimblätter aneinander grenzen; hier ist die stärkste Wachsthums- und Neubildungszone des Embryonalkörpers. Der Urdarm stülpt sich gewöhnlich zuerst ein; nachher wachsen andere Theile in's Innere und die Produktion von neuem Material setzt sich hier oft lange fort.

Fig. 90.



Drei Entwicklungsstadien von Sagitta (optische Horizontaldurchschnitte). A und C nach Bütschli, B nach Kowalevsky aus Balfour's Handbuch. ec Ektoderm, en Entoderm, mes Urdarmausstülpungen („Mesoderm"), ge Urgenitalzellen, bl.p Blastoporus, m der Mund (Einstülpung des Ektoderms).

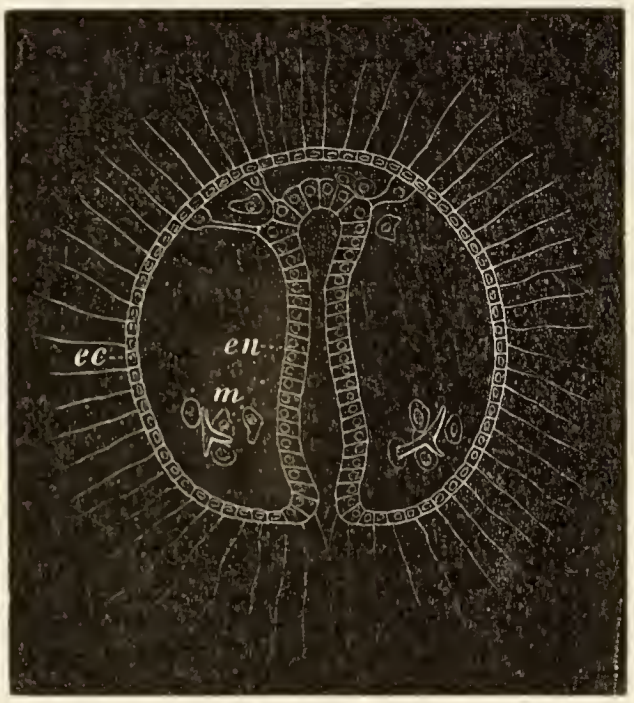
Die Bildung solcher indifferenter Zellmassen kann auch in etwas anderer Weise als der bisher geschilderten stattfinden; dieselben können so entstehen, dass sie gleich von Beginn an in zwei Blätter geordnet sind (Hautplatte und Darmfaserplatte) und dass die Leibeshöhle gleich anfangs angelegt ist. Als Beispiel dieses Entwicklungsmodus können wir die schon mehrfach genannte, merkwürdige und im System isoliert stehende Wurmform Sagitta benützen; wir gehen von der typisch entwickelten Gastrula derselben aus (Fig. 90 A); dieselbe besteht ja aus Ektoderm, Entoderm und einer kleinen, im Boden des Urdarms liegenden Gruppe von Genitalzellen. Diese Gastrulaform unterliegt sehr bald bedeutenden Umbildungen. Jederseits der Medianlinie bildet sich im Urdarm eine tiefe Falte in der Richtung von vorn nach hinten; diese Falten (Duplikaturen) bestehen aus dem ursprünglichen Ektoderm ange-

hörigen Zellen und bilden rechts und links zwei hohe, vorspringende Leisten, sodass die früher einfache Urdarmhöhle in ihrem vorderen Abschnitt in drei Räume gesondert ist (Fig. 90 B); hinten fliessen alle drei Räume in eine Höhle zusammen. Die zwei Falten wachsen nun immer weiter nach hinten und daraus resultiert schliesslich hier eine Verwachsung, welche die drei Räume in ihrer ganzen Länge von einander trennt. Nur der mediane Theil dieses dermaassen in drei Schläuche zerlegten Urdarms entwickelt sich zum Mitteldarm; die zwei Seitenräume sind die Anlagen der rechten und linken Hälfte der Leibeshöhle und die neuen Bildungsschichten entstehen also hier in der Form zweier Ausstülpungen des ursprünglichen Entoderms; wie aus dieser Bildungsgeschichte hervorgeht, sind gleich von Anfang an zwei neue Schichten zwischen Ektoderm und Entoderm eingeschoben, deren eine (die Hautplatte) dem Ektoderm, die andere (die Darmfaserplatte) dem Entoderm dicht anliegt und die Leibeshöhle entsteht also in der Form zweier abgeschnürter Seitentheile der Urdarmhöhle; diese Urdarmausstülpungen liefern hauptsächlich Peritoneum und Muskulatur.[4])

Auch bei den Echinodermen bilden sich solche Ausstülpungen des Urdarms und schnüren sich schliesslich vollkommen von demselben ab; dieselben stellen hier die Anlagen des Wassergefässsystems und der Begrenzung der Leibeshöhle her; ausserdem entwickelt sich aus ihnen jedenfalls die Hauptmasse der Muskulatur. Bevor aber die Bildung dieser Ausstülpungen begonnen, ja bevor sich noch der Urdarm eingestülpt hat, sind schon eine gute Anzahl von Blastodermzellen in die Furchungshöhle eingewandert und haben hier ein embryonales Bindegewebe konstituiert. Diese amöboid-beweglichen Zellen wandern nur an einer Stelle (an der abgeflachten Seite des Blastoderms, dem späteren Blastoporus entsprechend) aus dem Verband der Blastodermzellen aus; dabei ist keine Bilateralität ihrer Anlage zu erkennen (Metschnikoff). In der Furchungshöhle angelangt, konstituieren, wie gesagt, diese Zellen ein gallertiges Bindegewebe („Sekretgewebe“) und fangen bald an, die Skeletttheile der Larve (Fig. 91), später die Skeletttheile des erwachsenen Echinoderms zu bilden; ausserdem gehen aus ihnen Blutgefässe hervor, indem zahlreiche solche Zellen sich mit einander zur Begrenzung

langer Hohlräume vereinigen; auch liefern sie die Muskulatur des ektodermalen Schlundes. So sehen wir also bei den Echinodermen in zweifacher Weise neue Bildungsschichten zwischen Ektoderm und Entoderm, die sowohl die eine wie die andere nicht die Anlage eines einzelnen Organs oder Gewebes sind, sondern mehrere Anlagen in sich fassen: eine frühzeitig aus Wanderzellen entstandene, bindegewebige Substanz und eine aus Ausstülpungen des Urdarms hervorgegangene epitheliale Bildungsmasse. Aus welchen embryonalen Körperbestandtheilen sich bei den Echinodermen die Geschlechtszellen ausscheiden, ist nicht genügend bekannt.

Fig. 91.



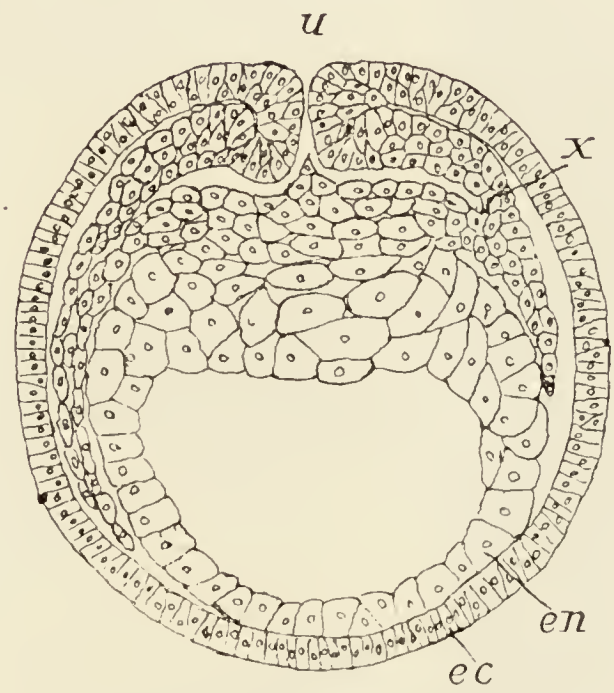
Gastrula eines Seeigels nach Selenka (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33). ec Ektoderm, en Entoderm, m in die Furchungshöhle eingewanderte „Mesenchymzellen".

Bei den Echinodermen ist hier zugleich ersichtlich, dass, wenn die eigentliche Leibeshöhle sich (als Divertikel des Urdarms) bildet, daneben noch ein anderes Hohlraumsystem besteht, nämlich die Ueberreste der Furchungshöhle. Dieselbe wird auch während der folgenden Entwicklung nicht zu völligem Schwund gebracht, sondern Ueberbleibsel derselben persistieren als Spalten und Lücken im Bindegewebe und als Lumina der Blutgefässe.

Auch bei den Wirbelthieren stellt die Gegend des Blastoporus eine Wachsthumszone, eine Neubildungszone dar und von hier aus schieben sich neue Bildungsschichten (collective Anlagen) zwischen die beiden Keimblätter hinein. Sehr deutlich ist dies z. B. bei

Salamandern zu beobachten, wo vom Blastoporus aus zwei paarige, mit einem engen Lumen versehene Ausstülpungen, die sich nach aussen in das Ektoderm, nach innen in das Entoderm umschlagen, zwischen die beiden Keimblätter hineinwachsen (Fig. 92); ausserdem wächst nach hinten eine unpaare, solide Zellmasse von derselben Stelle aus. Wie schon in früher erwähnten Fällen stehen also diese neuen Bildungsschichten (x) sowohl mit dem äusseren wie mit dem inneren Keimblatt in Verbindung, so dass es sehr schwierig ist, zu sagen, von welchem Blatt dieselben herstammen und nehmen denn

Fig. 92.



Horizontaler Längsschnitt eines Embryo von Triton nach O. Hertwig (Studien zur Blättertheorie. Heft 5) u Urmund, ec Ektoderm, en Entoderm, x Zellmassen (Ausstülpungen vom Urmund), welche zwischen Ektoderm und Entoderm hineinwachsen.

auch einige Autoren die ektodermale, andere die entodermale Entstehung derselben an. Bei den höheren Wirbelthieren entsteht durch Verwachsung der Blastoporusränder ein streifenförmiges, in der Längsrichtung des Embryos verlaufendes Gebilde, der sog. Primitivstreifen und von diesem aus wachsen die neuen Anlagen zwischen Ektoderm und Entoderm hinein. Im Primitivstreifen sind sie sowohl mit dem Ektoderm wie mit dem Entoderm verbunden, nach beiden Seiten wachsen sie selbstständig weiter (Fig. 93).

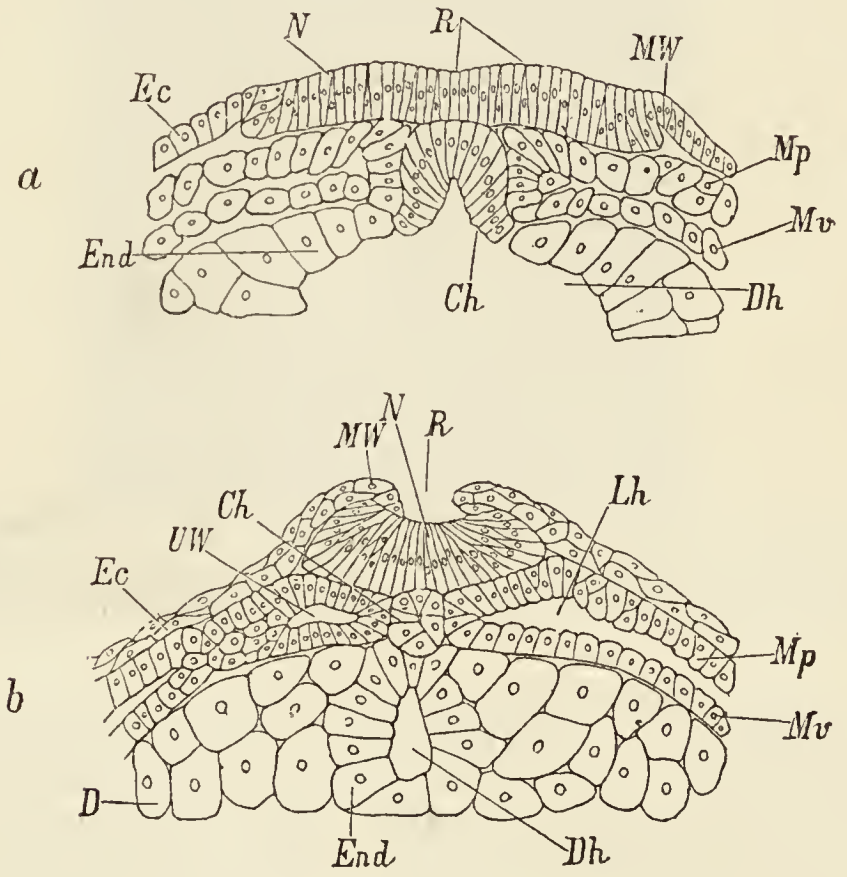
Bei den Wirbelthieren sondert sich die eingewucherte Zellmasse nachträglich in verschiedene Theile. Bei den Amphibien (Triton) ist sie von vornherein in zwei Blätter gesondert, von denen das

eine dem Ektoderm, das andere dem Entoderm fest anliegt (Hautplatte und Darmfaserplatte, Fig. 94 a und b, rechts). Später grenzt sich jederseits ein centraler oder dorsaler Theil (zu beiden Seiten der Chorda) gegen einen ventralen oder peripheren Theil ab (Fig. 94 b,

Fig. 93.

Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Hühnchens am Schluss des ersten Brütetages nach Duval (Atlas d'Embryologie). p Primitivfurche, ec Ektoderm, en Entoderm, x Zellmasse, die vom Primitivstreifen aus zwischen die Keimblätter einwächst.

Fig. 94.

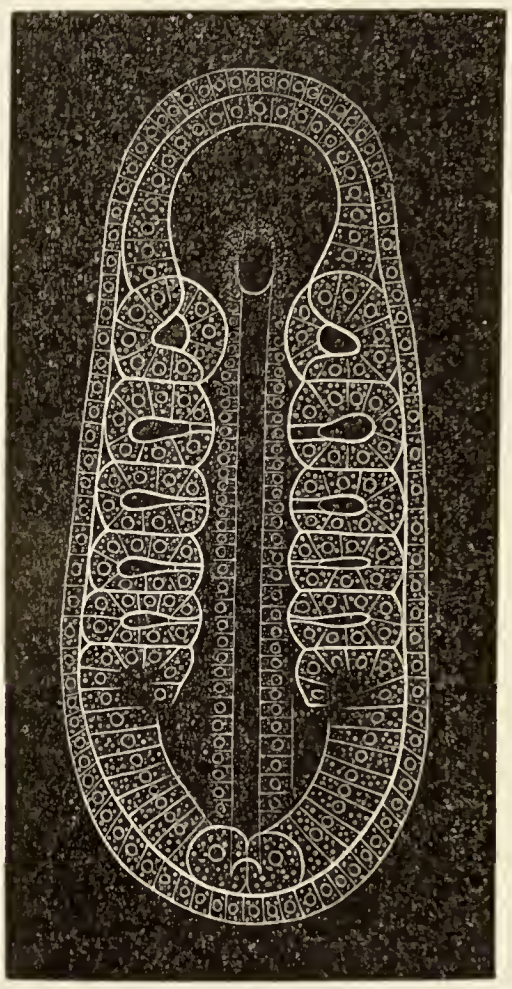


Querschnitte von Triton-Embryonen nach O. Hertwig aus Claus a. a. O. Ec Ektoderm, End Entoderm, D Dotterzellen, Dh Darmhöhle, Lh Leibeshöhle, Mp Hautplatte, Mv Darmfaserplatte, Ch Chorda, UW Urwirbel, N Neuralplatte, R Medullarfurche, MW Medullarwülste.

links); ersterer stellt die Ursegmentplatten dar und segmentiert sich bald in eine Reihe hinter einander gelegener Ursegmente (Urwirbel), welche ursprünglich hohle, aus einer einfachen Zellschicht gebildete Bläschen sind und erst später solide werden; der ventrale

oder periphere Theil segmentiert sich nicht; er stellt die sog. Seitenplatten dar, bleibt fortwährend in Hautplatte und Darmfaserplatte gespalten, welche zwei Blätter die Leibeshöhle (Bauchhöhle, Brusthöhle und Höhle des Herzbeutels, welche sich später von einander sondern) zwischen sich fassen. Bei den höheren Wirbelthieren sind die Differenzierungen prinzipiell die gleichen; doch spalten sich die Ursegmentplatten nicht und die Ursegmente oder Urwirbel sind anfangs ganz solide Zellmassen; später kann eine Höhle in ihnen auftreten, die schliesslich wieder verschwindet. Bei dem am einfachsten gebauten Wirbelthiere, dem Amphioxus findet merkwürdigerweise die Bildung der neuen Schichten in einer stark veränderten Weise statt: hier stülpt sich vom Urdarm eine Reihe von segmentalen, schräg dorsalwärts gerichteten Divertikeln aus (Fig. 95), welche also anfangs in den Urdarm hinein sich öffnen (Fig. 95 und 96), später aber sich vollkommen von demselben abschnüren. Diese Zellmassen sind also hier gleich von vornherein in ihrer ganzen Ausdehnung segmentiert; später grenzen sich aber eine dorsale und eine ventrale Abtheilung jedes segmentalen Abschnittes gegen einander ab; die dorsalen Abtheilungen bleiben segmentiert, werden bald solide und stellen die Ursegmente dar; die ventralen aber bleiben hohl, verschmelzen mit einander und bilden die Seitenplatten. Somit wird hier auf einem etwas abweichenden Wege dasselbe Ziel erreicht, wie bei den höheren Wirbelthieren: die Bildung solider Ursegmente und unsegmentierter, gespaltener Seitenplatten. Es ist zugleich ersichtlich, dass auch beim

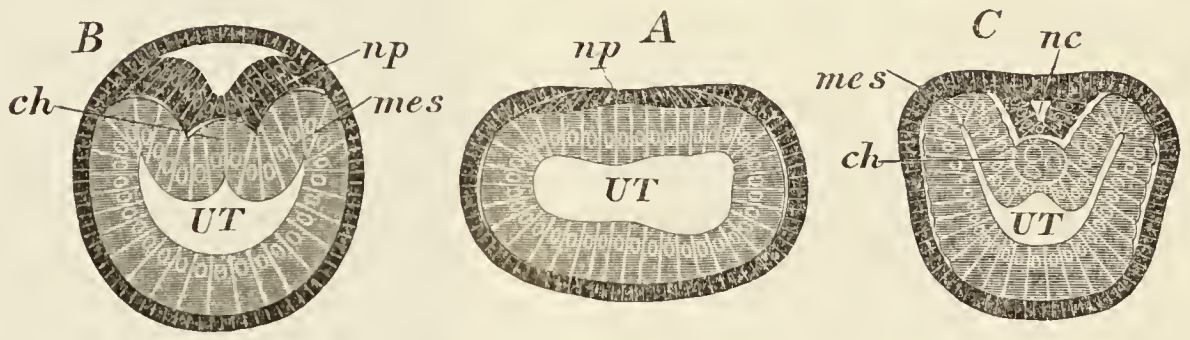
Fig. 95.



Amphioxuslarve mit 5 Ursegmentpaaren; ein sechstes in Bildung begriffen (die Ursegmenthöhlen kommunizieren noch mit dem Urdarm). Das Medullarrohr schimmert in der Tiefe durch. Nach Hatschek (Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 4).

Amphioxus die neuen Schichten sich an der Stelle bilden, wo Ektoderm und Entoderm aneinander stossen; denn der laterale Theil des Urdarms geht z. Th. in der Bildung der oben erwähnten segmentalen Ausstülpungen auf; der dorsale Theil bildet die Chorda und der ventrale Theil verwächst später unterhalb dieser Theile von rechts nach links zur Bildung des Mitteldarmepithels. Der ganze in der Herstellung der neuen Schichten aufgehende laterale Theil des Urdarmes grenzt also ventral an das eigentliche Entoderm, am Blastoporus an das Ektoderm; nur liegen die Verhältnisse insoweit anders wie bei den sonstigen Wirbelthieren, als die Anlagen der neuen Schichten ursprünglich das Lumen des Urdarms begrenzen halfen.

Fig. 96 A—C.



Drei Querschnitte von Amphioxuslarven in verschiedenen Stadien nach Kowalevsky aus Balfour's Handbuch. UT Urdarm, np Neuralplatte (Anlage des Centralnervensystems), nc der Centralkanal, ch Chorda (oder Anlage derselben), mes Urdarmausstülpungen („Mesoderm").

Aus den Ursegmenten entwickelt sich bei den Wirbelthieren zunächst die willkürliche Muskulatur und das Achsenskelett (Wirbelsäule); diese beiden Theile entstehen aus dem inneren, der Chorda anliegenden Theil. Die äussere, der Epidermis anliegende Schicht bildet, indem die Zellen ihren festen, eine Zeit lang epithelartigen Zusammenhang aufgeben, ein Bindegewebe, das sich zu der Lederhaut (Cutis) entwickelt. Aus den Seitenplatten bildet sich auch Bindegewebe, glatte Muskulatur (Eingeweidemuskulatur), das Gefässsystem und die serösen Häute (Peritoneum, Pleura, Pericardium); aus der Grenzregion zwischen Ursegmenten und Seitenplatten endlich bilden sich die wichtigsten Theile der Harn- und Geschlechtsorgane.

Sowohl die Ursegmente wie die Seitenplatten enthalten also in sich die Anlagen mehrerer Gewebe und Organe [5]).

Zum Schluss noch folgende Bemerkung über die Bildung der Organe. Bei der Bildung eines Organs können entweder nur eine oder auch mehrere der embryonalen Schichten thätig sein. So entwickeln sich z. B. die knorpeligen Wirbelkörper einfach aus dem embryonalen, den Urwirbelplatten entstammenden Bindegewebe; das Herz der Wirbelthiere bildet sich wahrscheinlich (?) allein aus der Darmfaserplatte. Der Darm dagegen ist komplizierteren Ursprungs: nur das Epithel entsteht vorn und hinten aus dem Ektoderm und dazwischen aus dem Entoderm; die übrigen Schichten stammen aber von der Darmfaserplatte. Sehr komplizierten Ursprungs ist endlich das Auge der Wirbelthiere: die Linse ist aus der Epidermis (durch Einstülpung), das Corneaepithel einfach durch Umbildung der Epidermis, die Netzhaut dagegen durch Ausstülpung des Medullarrohres entstanden. Die übrigen Theile des Auges bilden sich aus dem embryonalen („mesodermalen") Bindegewebe, das zwischen die übrigen Theile eindringt und sich ihnen aussen auflagert.

Bei allen gegliederten Thieren, Anneliden, Arthropoden und Wirbelthieren konzentrieren sich sozusagen alle wesentlicheren Entwicklungsvorgänge während einer längeren Periode auf eine bestimmte Region des Embryos: bei den Wirbelthieren auf die Rückenseite, bei den Anneliden und Arthropoden auf die Bauchseite. Nicht nur die wesentlichsten Theile des Nervensystems entstehen in der betreffenden Region [6]), sondern auch die Muskelplatten bei Anneliden und Arthropoden, sowie bei den Wirbelthieren die vom Primitivstreifen aus einwuchernde Zellmasse (Collectivanlage). Somit haben, wie man sich ausdrückt, die Wirbelthier-Embryonen einen dorsalen, die Embryonen der Anneliden und Arthropoden einen ventralen Keimstreifen; übrigens hat dieser Ausdruck „Keimstreifen" bei verschiedenen Autoren eine verschiedene Bedeutung: einige brauchen ihn im weiteren, andere im engeren Sinne. Der vegetative Sack (Dottersack), der sich mehr passiv während der Entwicklung verhält, liegt natürlich dem entsprechend bei den Wirbelthieren an der Bauchseite, bei den Anneliden und

Arthropoden an der Rückenseite (bei den Spinnen liegt rechte und linke Hälfte des Keimstreifens weit auseinander und desshalb kann hier abnormer Weise der Dottersack in späteren Stadien eine ventrale Lage haben).

Anmerkungen

1) Bei Meeresplattwürmern (Polycladen) entstehen während der Furchung vier Ur-Ektodermzellen (am animalen Pol), vier sehr kleine Ur-Entodermzellen (am vegetativen Pol), vier besonders grosse Nahrungsdotterzellen zwischen diesen und jenen und endlich vier zwischen Ektoderm und Nahrungsdotter liegende Zellen, die bald in die Tiefe rücken, um den meisten der zwischen Darm und Haut des Thieres gelegenen Theilen Ursprung zu geben. — Selenka, Zoolog. Studien. II. Leipzig 1881. — Lang, Monographie der Polycladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. 1885.

2) Die obige Darstellung der Teloblasten und ihrer Bedeutung für die Organogenese basiert auf den in den meisten Punkten übereinstimmenden Untersuchungen der neueren Zeit. Allerdings existieren über die Bedeutung der äusseren oder vorderen Myoblasten und der von ihnen entspringenden Zellreihen abweichende Ansichten. Ein Autor sah in ihnen Anlagen der Exkretionsorgane, ein anderer theils dieser, theils der Ringmuskulatur. Vergl. die schon oben citierten Arbeiten von Wilson, Bergh und Vejdovský.

3) Aus der grossen Litteratur über Keimblätterbildung bei den luftathmenden Arthropoden seien nur folgende Arbeiten citiert. Kennel (Peripatus), Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. 7. 1884. — K. Heider, Die Embryonal-Entwickelung von Hydrophilus piceus. Jena 1889. — R. Heymons, Sitzungsber. d. Berliner Akad. 1894. I. — Korotneff (Gryllotalpa), Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.

4) Sowohl die Urdarmhöhle, wie die durch Abschnürung von derselben gebildeten beiderseitigen Leibeshöhlenhälften obliterieren bei Sagitta während einer gewissen Phase der Entwicklung als Folge der starken Längsstreckung des Embryos. Später erscheinen sie wieder.

5) Aus der übermässig grossen Litteratur über die Differenzierung der ersten Neubildungen aus den Keimblättern bei den Wirbelthieren seien nur die folgenden Schriften angeführt: Hatschek (Amphioxus), Arb. zool. Inst.

Wien. Bd. 4. 1881. — O. Hertwig, Studien z. Blättertheorie. Heft 5. Jena 1883 (auch in der Jenaischen Zeitschr. Bd. 15—16). — O. Schultze, (Amphibien), Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 47. 1888, sowie Festschr. für Kölliker. Leipzig 1887. — L. Will (Reptilien), Zoolog. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. 6. 1893. — M. Duval, l. c. (Vögel). — van Beneden, Anat. Anz. Jahrg. 3. 1888. — Spee, ibid. — B. Lwoff, Bull. de la soc. imp. d. natur. de Moscou. 1894. Ich bedaure, dass ich die letztere Arbeit nicht im Text habe berücksichtigen können, da sie mir zu spät in die Hände kam.

[6]) Es muss doch daran erinnert werden, dass das obere Schlundganglion bei Anneliden und Arthropoden nicht immer an der Bauchseite angelegt wird. Bei vielen Polychaeten liegt die Anlage desselben allerdings ventral; in anderen Fällen aber findet sie sich genau am Vorderende, wiederum in anderen an der Dorsalseite.

XI

Die Lehren von einem sogen. mittleren Keimblatt (Mesoderm) — Prüfung derselben und Nachweis ihrer Unhaltbarkeit — Die Bedeutung der zwei wirklichen Keimblätter

Im Vorhergehenden wurden zuerst einige Beispiele von Organen herangezogen, die sich direkt und unmittelbar aus den Keimblättern entwickeln; dann wurden die Fälle erwähnt, in welchen sich zwischen die Keimblätter neue Schichten, neue Zellmassen hineinschieben, die nicht die Anlage eines einzigen Gewebes oder Organes, sondern die noch undifferenzierte Summe mehr oder weniger zahlreicher Anlagen enthalten und sich später in dieselben zerlegen. Die Weise, in welcher solche neue Schichten entstehen, war bei verschiedenen Thieren verschieden; meistens wucherten sie von der Blastoporusregion zwischen die Keimblätter hinein. Gewöhnlich sind in diesen neuen Schichten die Geschlechtszellen enthalten und werden erst später kenntlich.

Die Bildung solcher neuer, die Keime mehrerer Organe und Gewebe enthaltender Schichten zwischen Ektoderm und Entoderm hat zu der ganzen, stark variierten Lehre von dem oder den mittleren Keimblättern (Mesoderm, Mesoblast) Veranlassung gegeben. Trotzdem mehrmals mit hinreichender Klarheit nachgewiesen worden ist, dass diese Begriffe überflüssig, ja nachtheilig sind und Verwirrung stiften, so spielen sie doch noch — weil es so schwer ist, tief eingewurzelte, konventionell gewordene Vorurtheile auszutreiben — eine grosse Rolle und man liest noch immer und immer von dem „mittleren Keimblatt“. Wir müssen dessbalb diesem Begriffe eine ausführliche Betrachtung widmen.

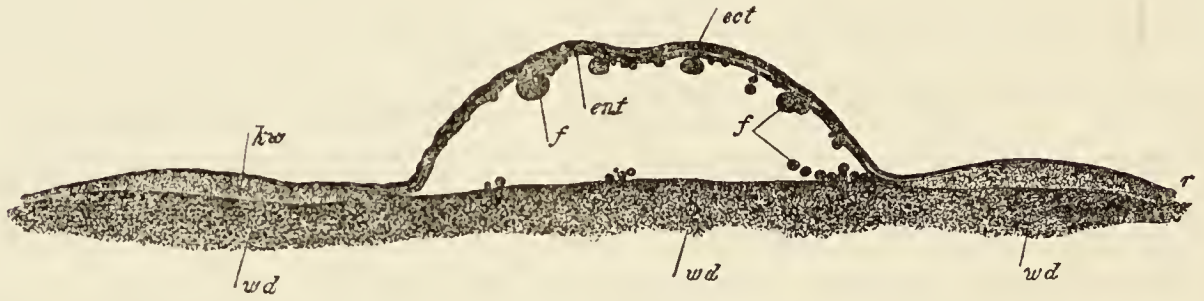
Für die Embryologen der älteren Zeit (Pander, v. Baer, Remak), welche sich fast nur mit den Wirbelthieren beschäftigten und denen es zunächst auf eine Feststellung der Art und Weise, in der sich bei diesen die einzelnen Theile des Körpers entwickeln, ankommen musste, war es recht natürlich und bequem, die z. B. bei Hühnerembryonen blattförmige Schicht, welche sich zwischen Ektoderm und Entoderm einschiebt, als mittleres Keimblatt zu bezeichnen. Erst wäre der Keim zweiblättrig, dann würde er dreiblättrig und schliesslich vierblättrig. Damals fasste man auch die Keimblätter als Primitivorgane von bestimmter, histologisch physiologischer Leistungsfähigkeit auf, was auch die damaligen Namen andeuten: das Ektoderm wurde auch als Hautschicht (oder Hautsinnesblatt), das Entoderm als Schleimschicht (Darmdrüsenblatt), die Darmfaserplatte als Gefässschicht, die Hautplatte als Fleischschicht bezeichnet; aus jeder derselben sollten also bestimmte Bildungen hervorgehen, was ja auch für die normale Entwicklung des einzelnen Typus theilweise zutrifft. Damals liess man meistens die Hautplatte vom Ektoderm, die Darmfaserplatte vom Entoderm sich abspalten; doch liess Remak beide Schichten aus dem Entoderm durch Abspaltung hervorgehen.

Die morphologische Bedeutung der beiden wirklichen Keimblätter wurde dann zuerst von Huxley (1849) erkannt, der Ektoderm und Entoderm der Wirbelthierembryonen mit den bleibenden Körperschichten der Coelenteraten homologisierte und somit ihre Bedeutung als Urhaut und Urdarm erkannte.

Eine ganz neue Fassung bekam die Lehre von den Keimblättern 1868 durch die Untersuchungen von His über die Entwicklung des Hühnchens im Ei.[1]) Die Lehre von His wurde allgemein als Parablastentheorie bezeichnet und der Kern derselben ist in aller Kürze folgender: das Hühnchen soll aus zwei grundverschiedenen Anlagen entstehen; die eine derselben ist die Keimscheibe oder der Bildungsdotter, aus welchem die Furchungskugeln später hervorgehen; die zweite ist der weisse Dotter und zwar besonders derjenige Theil desselben, welcher unter dem Rand der Keimscheibe liegt; dieser Theil wurde von His als Keimwall (von Kölliker als Keimwulst) be-

zeichnet (vergl. Fig. 97). Der weisse Dotter enthält ja eine Menge kugeliger, wesentlich aus Eiweissstoffen und Fett bestehender Dotterkörperchen; diesen Elementen theilte His im Gegensatze zu fast allen anderen Autoren den morphologischen Werth von Zellen zu. Die erste der genannten zwei Anlagen nennt His den Hauptkeim oder Archiblasten, die letzte den Nebenkeim oder Parablasten und diese beiden Anlagen wären nach seiner Ansicht grundverschieden von einander, namentlich in Bezug auf die Gewebe, welche aus ihnen hervorgingen: aus dem Archiblasten sollten entstehen alle „echten Epithelien“ (im His'schen Sinne), so z. B. die Epithelien der Haut und der Hautdrüsen, des Darms und der Darmdrüsen und des Urogenitalsystems, ferner das ganze Nervensystem und die wichtigsten, die eigentlich sensorischen Theile der Sinnesorgane, endlich das ganze Muskelsystem. Aus dem Parablasten

Fig. 97.



Durchschnitt durch die Keimscheibe eines frisch gelegten Hühnereies nach Kölliker a. a. O. kw Keimwall (Keimwulst, in der That eine Verdickung des Entoderms), ect Ektoderm, ent Entoderm, f grössere Furchungskugeln, r Rand der Keimscheibe.

sollten dagegen hervorgehen alle bindegewebigen Substanzen (also eigentliches Bindegewebe, Schleimgewebe, Knorpel- und Knochengewebe u. s. w.), ferner die Epithelien des Blut- und Lymphgefässsystems, sowie der serösen Höhlen (für welche Epithelien His die etwas überflüssige Sonderbezeichnung „Endothelien“ eingeführt hat), endlich die Elemente des Blutes und der Lymphe. Was die meisten Autoren als „Mesoderm“ zusammengefasst haben, das wäre also nach His aus zwei völlig heterogenen Anlagen zusammengesetzt: einer archiblastischen (der Anlage für Muskeln, Urogenitalorgane) und einer parablastischen (Anlage für Bindegewebe, Blut u. s. w.). — Die Elemente des weissen Dotters, die also von His als Zellen angesehen wurden, sollten nach seiner Ansicht aus dem das Ovarialei

umgebenden Epithel (Membrana granulosa) in das Ei eingewandert sein und diese parablastischen Elemente sollten nun während der Entwicklung des Eies nach der Befruchtung zwischen die Zellen des Archiblasten eindringen, um die parablastischen Gewebe zu erzeugen; das Hühnerei wäre demgemäss keine einfache Zelle, sondern ein aus zwei grundverschiedenen Anlagen zusammengesetztes Gebilde. Die Zellen der Membrana granulosa wären im Gegensatz zum Ei nicht epithelialen, sondern bindegewebigen Ursprungs, — entgegen der Ansicht anderer Forscher, welche dieselben mit den Eiern zusammen vom ursprünglichen Keimepithel herleiten — sie sollten von dem bindegewebigen Stroma des Ovariums herstammen. Es seien nur His' eigene Worte angeführt: „Aus den Granulosazellen geht der gesammte Nebendotter, also auch der Nebenkeim hervor. Wir hätten sonach in der That zwei Gewebsfamilien, von welchen jede seit der Zeit der ersten Entstehung in geschlossener Reihenfolge sich fortgepflanzt hat, zuweilen mit der anderen Familie zu gemeinsamem Bau sich vereinigend, niemals aber dem Charakter untreu werdend, den sie einmal erhalten". Der Archiblast im Ei sei epithelialen, also archiblastischen Ursprungs und bilde während der ganzen Entwicklung nur archiblastische Gewebe; der Parablast dagegen sei bindegewebigen, also parablastischen Ursprungs und erzeuge nur parablastische Gewebe. Und in der Art weiter, von Generation zu Generation, in's Unendliche!

Wir werden es hier nicht unternehmen, diese Parablastentheorie im Einzelnen zu widerlegen. Es ist dieses schon so oft geschehen und die Lehre dürfte wohl heutzutage keinen einzigen Anhänger mehr haben; selbst ihr Urheber möchte wohl kaum versuchen, sie in ihrer ursprünglichen Fassung aufrecht zu erhalten. Ihre vollkommene Unhaltbarkeit liegt ja auf der Hand. Sie ist nur auf eine unrichtige Deutung verschiedener Bau- und Entwicklungserscheinungen des Vogeleies gegründet und liesse sich schon auf viele andere Wirbelthiereier nicht applizieren. Denn wie sollte die Parablastentheorie Geltung haben können für Amphioxus oder für die Amphibien, bei welchen Thieren es doch vollkommen klar ist, dass der ganze Embryo sich einfach und allein aus dem gefurchten Ei, also aus einem Archiblasten entwickelt und bei welchen doch

die gleichen Gewebe und Organe wie bei den Vögeln zur Ausbildung kommen? Und was das Vogelei betrifft, so huldigen wohl alle anderen Forscher heutzutage der von Gegenbaur zuerst bestimmt ausgesprochenen Anschauung, dass der Dotter des Vogeleies (Bildungsdotter und Nahrungsdotter) nur eine einzige, zu kolossaler Grösse angewachsene Zelle ist und man betrachtet in Uebereinstimmung damit die Dotterkügelchen des weissen Dotters einfach als Ablagerungen von Nahrungstheilchen, nicht als selbstständige Elemente, als Zellen (ein Kern fehlt ihnen ja auch). Schon das hier Angeführte genügt, um die Unhaltbarkeit der Parablastentheorie darzuthun; aber auch im Einzelnen führt sie zu ganz gezwungenen, unnatürlichen Ableitungen.

Nachdem namentlich durch A. Agassiz', Metschnikoff's und vor Allem durch Kowalevsky's Untersuchungen um das Jahr 1870 etwas Näheres über die Keimblätterbildung und über die erste Entwicklung der Organe aus den Keimblättern bei den Wirbellosen bekannt geworden war, wurde bald die Homologie der Keimblätter (Ektoderm und Entoderm) allgemein angenommen und man sprach nun auch bei Wirbellosen, ebenso wie bei den Wirbelthieren meistens von einem mittleren Keimblatt oder Mesoderm, gewöhnlich ohne näher zu untersuchen, ob das, was man damit bei den verschiedenen Thiertypen bezeichnete, wirklich einander entsprechende Gebilde seien. Nur einzelne Autoren sprachen sich bestimmt darüber aus (z. B. Rabl, Haeckel, Hatschek) und kamen dann zu dem Ergebniss, dass das Mesoderm bei allen Bilaterien (bei allen mehrzelligen Thieren excl. Spongien und Coelenteraten) homolog sei. Indessen wurden bald bei anderen Forschern verschiedene Bedenken gegen eine solche Anschauung wach und dieses gab sich zunächst in der sogen. Coelomtheorie von Oscar und Richard Hertwig kund. Da diese Lehre noch immer eine ziemlich grosse Rolle in der embryologischen Litteratur spielt, müssen wir etwas näher auf dieselbe eingehen.

Unter den Bildungen, welche sich zwischen Ektoderm und Entoderm hineinschieben und kollektive Anlagen darstellen, stellt die Coelomtheorie einen scharfen Gegensatz auf zwischen zwei Haupt-

kategorien, die als Mesenchym und als Mesoblast bezeichnet werden. Diese Begriffe sind — trotz einiger Aehnlichkeiten — doch ganz wesentlich verschieden von den His'schen Begriffen des Parablasten und Archiblasten, indem. um bloss die wesentlichsten Punkte anzuführen, sowohl das Mesenchym als der Mesoblast aus der einfachen Eizelle und aus den Furchungskugeln hergeleitet werden. Ein Mesoderm, das durch regellose Auswanderung von Zellen (sei es aus dem Ektoderm oder aus dem Entoderm oder später aus den Urdarmdivertikeln) entsteht, wird von den Brüdern Hertwig Mesenchym genannt; die andere Art Mesoderm wird in typischen Fällen in der Form epithelialer Lamellen, gewöhnlich vom Urdarm oder vom Rand des Blastoporus (wo Ektoderm und Entoderm in einander übergehen) ausgestülpt; dieses trägt den Namen Mesoblast. Das Mesenchym kann aus beiden oder aus nur einem der Keimblätter hergeleitet werden und braucht also keineswegs in den verschiedenen Thierstämmen homolog zu sein; der Mesoblast dagegen wird immer aus dem Entoderm abgeleitet und bei allen Thiertypen, bei welchen er auftritt, als homolog bezeichnet. Bei vielen Thieren (so bei Spongien, Coelenteraten, ferner bei allen Plattwürmern u. a.) tritt nur Mesenchym auf; bei anderen (wie bei Sagitta) kommt fast nur der Mesoblast vor, indem hier das Mesenchym ganz rudimentär ist; bei den meisten Formen treten aber beide Mesodermarten neben einander auf; so wurde schon das Entstehen beider vorhin bei den Echinodermen geschildert; erst wanderten hier Zellen (Mesenchymzellen) in die Furchungshöhle ein; später bildeten sich Ausstülpungen des Urdarms (der Mesoblast). Gewöhnlich erscheinen sie jedoch in umgekehrter Reihenfolge; der Mesoblast entsteht zuerst und dann erst wandern Zellen aus einer oder aus mehreren der embryonalen Schichten aus, um das Mesenchym herzustellen. Mit den Urdarmausstülpungen bei Sagitta, Echinodermen, Amphioxus u. s. w. werden die inneren Muskelplatten bei den Anneliden identifiziert; nur sollte hier jederseits bloss eine einzige Zelle (unser innerer oder hinterer Myoblast, die Urmesodermzelle der Autoren) aus dem Verband der Entodermzellen ausgeschieden werden, um dann in der oben geschilderten Weise den ganzen Mesoblast = die inneren Muskelplatten zu bilden. Nach

der Theorie müsste also auch der Mesoblast der Anneliden vom Entoderm hergeleitet werden.

Das Vorkommen oder Nicht-Vorkommen des Mesoblasts oder des epithelartigen Mesoderms während der Entwicklung sollte nun den Brüdern Hertwig zufolge einen ganz fundamentalen Unterschied in dem Bau aller mesodermalen Organe der erwachsenen Thiere bedingen, namentlich betreffs des histologischen Baues jedes einzelnen Organsystems — mit Ausnahme der Haut und des Darmkanals, deren Epithelien sich ja unmittelbar aus den Keimblättern herleiten. Wo es zur Bildung eines Mesoblasten kommt, soll sich immer eine echte, von Epithel begrenzte Leibeshöhle oder Coelom (Enterocoel) entwickeln und alle mesoblastischen Organe sollen einen „epithelialen" Bautypus zeigen; ihr Bau soll sozusagen ihren Ursprung aus epithelialen Lamellen erkennen lassen; die Verf. der Theorie haben diese Lehre für jedes einzelne Organsystem durchzuführen versucht. Bei Thierformen dagegen, bei welchen kein Mesoblast gebildet wird, sollen sich im Mesoderm oder Mesenchym niemals Epithelien oder epithelartige Gewebe ausbilden; auch entstehe bei ihnen keine echte Leibeshöhle, sondern nur mehr oder weniger unregelmässige, keine deutliche epitheliale Begrenzung zeigende Spalträume im Mesenchym (Pseudocoel). — Die meisten höheren Thiere, so z. B. die Wirbelthiere, besitzen ja sowohl Mesenchym, als Mesoblast und in solchen Fällen entständen aus dem Mesenchym alle bindegewebigen Substanzen, das Blut und die Lymphe, sowie die glatte (unwillkürliche) Muskulatur und die Epithelien („Endothelien") der Gefässe; dem Mesoblast dagegen entstammten die willkürliche Muskulatur und das Epithel der Leibeshöhle, sowie die Haupttheile des Urogenitalsystems. Die Hertwig nehmen also mit His die etwas gezwungene Sonderung der Epithelien in „echte Epithelien" und „Endothelien" an; im Uebrigen ist ersichtlich, dass die Begriffe Mesenchym und Parablast, Mesoblast und Archiblast, auch was ihre histologische Potenz betrifft, keineswegs zusammen fallen.

Während die Parablastentheorie auf Grundlage der Untersuchung eines vereinzelten Thiertypus aufgestellt wurde und sich demgemäss gar nicht mit zoologischer Systematik beschäftigte, wollten dagegen

die Brüder Hertwig auf Grundlage der Coelomtheorie ein ganz neues System des Thierreichs errichten mit dem Vorkommen, resp. Nicht-Vorkommen des Mesoblasts und den daraus vermeintlich resultierenden Bauunterschieden als erstem Eintheilungsprinzip. Alle über den Coelenteraten stehenden Metazoën wurden darnach in zwei Hauptgruppen getheilt, welche als Enterocoelier und als Pseudocoelier bezeichnet wurden. Als der ersten Gruppe zugehörig wurden betrachtet: die Chaetognathen (Sagitta), die Brachiopoden, Echinodermen, Nematoden, Anneliden, Arthropoden und Wirbelthiere; bei allen diesen soll es zur Entwicklung eines echten Mesoblasts und eines typischen Coeloms (Enterocoels) kommen. Die zweite Gruppe umfasste dagegen: alle Plattwürmer, die Räderthiere und Moosthiere, sowie die eigentlichen Weichthiere (Mollusken); bei allen diesen Formen sollte ein Mesoblast, sowie eine echte, mit Epithel ausgekleidete Leibeshöhle fehlen und nur durch Spalten und Lücken im Bindegewebe (Pseudocoel) vertreten sein.

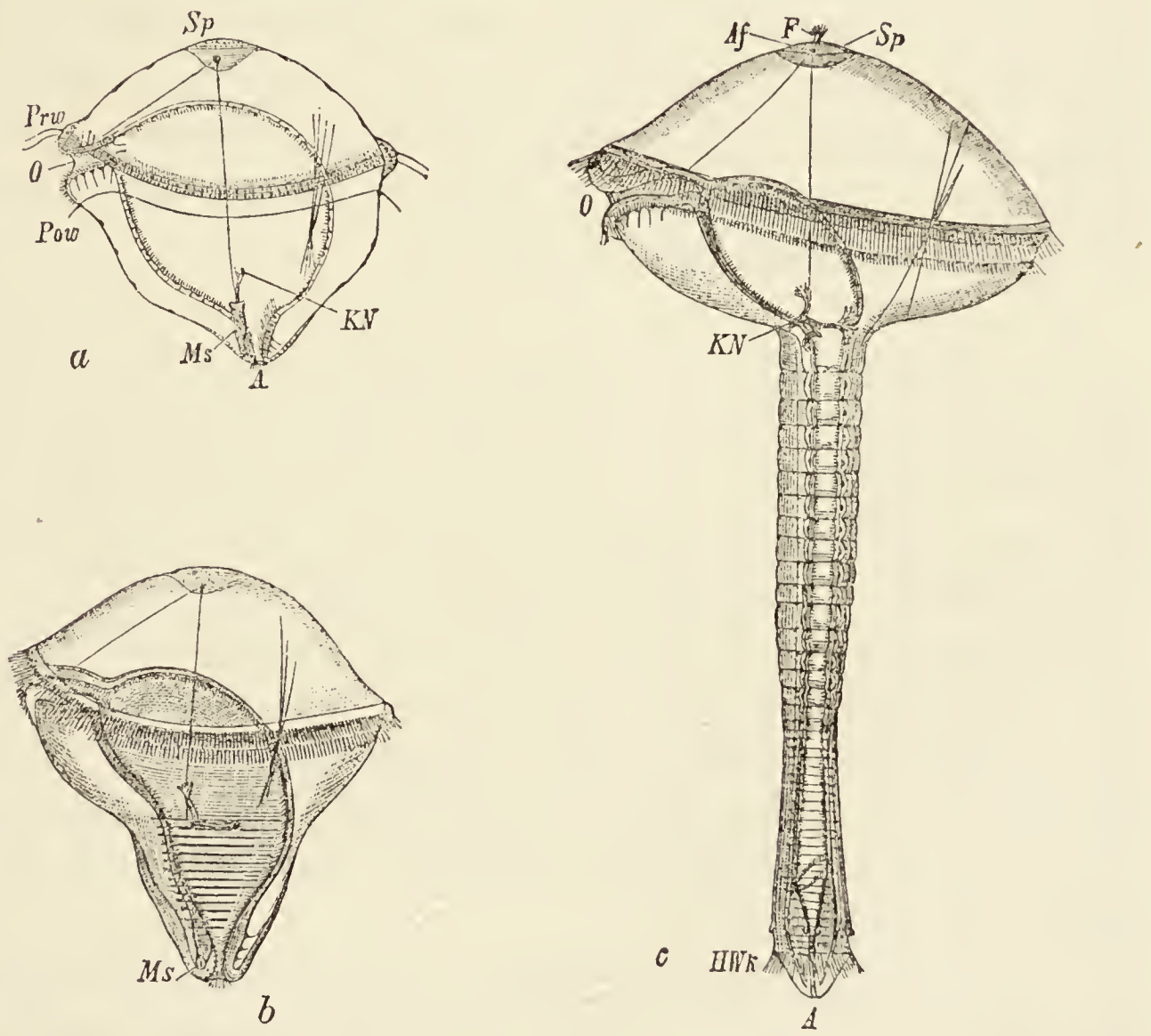
Im Verhältniss zu den Rabl-Haeckel'schen Anschauungen bezeichnete die Coelomtheorie insofern einen Fortschritt, als sie nicht alles, was zwischen Ektoderm und Entoderm während früher Embryonalstadien zur Entwicklung kommt, auf einen Haufen zusammen warf, sondern nachzuweisen versuchte, dass unter dem Namen Mesoderm heterogene Dinge zusammen gebracht sind. Jedoch ist auch die Coelomtheorie wenig befriedigend und fasst die Dinge zu schematisch auf; sie legt auf wenig wesentliche Momente allzu viel Gewicht. Die Aufstellung des grundlegenden Gegensatzes zwischen Epithel (Mesoblast) und Mesenchym ist, wie Kleinenberg sagt, „ein Schulblümchen aus dem pathologisch-anatomischen Hörsaal, das am allerwenigsten in entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen hinein gehört". Die Mollusken z. B. sollen den mesenchymatösen Bautypus in besonders typischer Weise zum Ausdruck bringen; nun besitzen dieselben aber nichts destoweniger neben den Spalten und Lücken im Parenchym eine echte, mit Epithel ausgekleidete, wenn auch reduzierte Leibeshöhle, nämlich die Pericardialhöhle; dies war schon lange bekannt und ist durch spätere Untersuchungen bestätigt worden, wurde aber damals von den Urhebern der Coelomtheorie ignorirt. Die Blutegel sind echte Anneliden, also echte „Entero-

coelier", zeigen aber einen parenchymatösen, fast durchaus mesenchymatösen Bautypus; auch diese Thiere wurden von der Theorie gänzlich mit Stillschweigen übergangen. Und endlich den entscheidendsten Beweis gegen die Richtigkeit der ganzen Aufstellung liefern die bei der Entwicklung der mesodermalen Theile der merkwürdigen Gattung Peripatus stattfindenden Vorgänge, die durch die genauen Untersuchungen Kennel's bekannt geworden sind; diese Thatsachen würden an sich genügen, um die ganze Theorie umzustürzen. Bei dem erwachsenen Peripatus besteht die Leibeshöhle aus drei Räumen, einem mittleren und zwei seitlichen; der mittlere ist mit „echtem Epithel" (Peritonealepithel) ausgekleidet; die seitlichen sind Bindegewebsräume ohne deutliche Epithelauskleidung. Das „Mesoderm" tritt beim Peripatus-Empryo in ähnlicher Weise wie bei den Anneliden auf; es bildet anfangs zwei vom Blastoporus einwachsende seitliche Streifen, die sich bald in Ursegmente zerlegen; dieses „Mesoderm" wäre also nach der Hertwig'schen Theorie jedenfalls ein echter Mesoblast. Die Höhlen der Ursegmente verschmelzen je der Länge nach mit einander, indem die queren Scheidewände (Dissepimente) aufgelöst werden; die auf diese Weise hergestellten Räume wären der Theorie nach das echte Enterocoel; aber die dieselben begrenzenden Zellen geben ihren epithelartigen Zusammenhang auf und bilden ein Bindegewebe, sodass das ursprüngliche Enterocoel nur durch Spalten und Lücken in diesem Gewebe repräsentirt wird. Der mediane Theil der Leibeshöhle (der den Darm enthält, während die Seitentheile die Segmentalorgane enthalten) entsteht in ganz anderer Weise, indem nämlich zunächst das Ektoderm und das Entoderm in der Rücken- und Bauchlinie auseinander weichen, sodass zwischen ihnen ein Hohlraum gebildet wird; dieser Hohlraum ist also ursprünglich von den genannten Blättern begrenzt; später aber wandern in denselben von den Ursegmenten sich ablösende Zellen hinein und diese Zellen überziehen schliesslich als epithelartige Schichten die Innenseite des Ektoderms und die Aussenseite des Entoderms in der medianen Region als Hautplatte und Darmfaserplatte. Hier bildet sich also ein Mesenchym, ein Bindegewebe während der weiteren Entwicklung in ein deutliches Epithel um. — Schwer vereinbar mit den Lehren der Coelomtheorie sind auch die

Verhältnisse, die während der Entwicklung der Rundwürmer (Nematoden) zu Tage treten. Es finden sich hier zwei sogen. Mesodermstreifen, welche sich aber nicht in Hauptplatte und Darmfaserplatte spalten und die Folge davon wird, dass bei den erwachsenen Thieren die Leibeshöhle zwischen Entoderm und Mesoderm liegt.

Die angeführten Beispiele genügen, um darzuthun, dass die Coelomtheorie sich nicht aufrecht erhalten lässt, ohne den Thatsachen der Entwicklungsgeschichte Zwang anzuthun. Sie basiert auf zu schematischen Betrachtungen, die in den wirklichen Verhält-

Fig. 98 a—c



Larvenstadien von Polygordius nach Hatschek aus Claus a. a. O. O Mund, A After, Prw praeoraler, Pow postoraler Wimperkranz, SP Scheitelplatte, Af Augenfleck, F Tentakel, Ms Muskelplatten, KN Kopfniere, HWk perianaler Wimperkranz.

nissen keine Stütze finden; auch das auf sie gegründete Thiersystem ist wenig natürlich und lässt sich nicht durchführen.[2])

Es giebt übrigens viele Thiere, bei denen zuerst eine „primäre", später eine „sekundäre" Leibeshöhle vorhanden ist. So z. B. bei

Echinodermen und vielen Anneliden. Bei der in Fig. 98 abgebildeten Polygordiuslarve ist anfangs (a) nur ein Spaltraum zwischen Ektoderm und Entoderm vorhanden, der vielleicht ein Rest der Furchungshöhle ist. Später (b, c) kommen die Ursegmente im hinteren Theil des Larvenkörpers zur Entwicklung und die in denselben enthaltenen Höhlen stellen die definitive, segmentierte Leibeshöhle dar. Diese Verhältnisse, auf welche von vielen Autoren ein zu grosses Gewicht gelegt wurde, haben in der That in morphologischer Hinsicht recht wenig Bedeutung.

Später wurde von anderer Seite wieder der Versuch gemacht, alle „mesodermalen" Bildungen bei den Bilaterien auf einen Haufen zu werfen. Dieser verzweifelte Versuch konnte nur durchgeführt werden, indem man noch häufiger, als es bei der Coelomtheorie geschehen war, Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere ignorierte und unterdrückte.[3])

In unserer obigen Darstellung haben wir nur von zwei Keimblättern, Ektoderm und Entoderm gesprochen, weil wir kein mittleres Keimblatt anerkennen. Die Gründe hierfür seien in Folgendem angegeben: Ektoderm und Entoderm sind, wie oben erörtert wurde, wahrscheinlich im ganzen Thierreich homologe Gebilde: sie sind Primitivorgane; das Ektoderm stellt die primitive Haut, das Entoderm den primitiven Darm vor und sie sind den Körperschichten der ausgebildeten Coelenteraten gleichwerthig. Darin liegt ihre Bedeutung: sie waren die ersten im Thierreich aufgetretenen Organe — abgesehen von den Geschlechtszellen — und stellen die Grundorgane des Embryos dar.

Lässt sich nun etwas Aehnliches von dem sogenannten Mesoderm oder mittleren Keimblatt sagen? Lässt sich dasselbe auch nur mit einiger Wahrscheinlichkeit auf bestehende Organe bei erwachsenen Thieren zurückführen? Es tritt ja beim Embryo meistens als eine indifferente Zellmasse auf, welche sich weiterhin in verschiedene Organe differenziert. Aber dies kann nur als eine ontogenetische Abkürzung angesehen werden, da es bei erwachsenen Thieren nie und nimmer solche indifferente Zellmassen ohne bestimmte Funktionen

giebt. Man müsste also, wenn man die einheitliche Auffassung des Mesoderms bei sämmtlichen Bilaterien durchführen will, nach einem Organ suchen, auf das jenes bezogen werden könnte. Dies geschieht aber meistens nicht; bei den meisten Autoren, die von einem mittleren Keimblatt immer weiter reden, ist die Vorstellung ganz unbegründet und rein konventionell und nur wenige Verfasser haben sich bemüht, den Ursprung des Mesoderms in bestimmten Geweben oder Organen zu suchen. Meistens versuchte man, dasselbe — weil es öfters in der Form von Ausstülpungen aus dem Urdarm entsteht — auf Blindschläuche des Mitteldarms zurückzuführen, der Art wie sie z B. in grosser Anzahl und radiärer Vertheilung bei Aktinien vorkommen. Nun hat man aber in der gegenwärtig existierenden Thierwelt nicht die geringsten Anhaltspunkte für eine derartige Annahme. Nichts beweist, dass solche Formen mit blindsackartigen Ausstülpungen des Darmes den Ausgangspunkt für die Entwicklung der Bilaterien bilden — falls die letzteren überhaupt aus einer Stammform hervorgegangen sind, was auch noch zu beweisen wäre — und was die ontogenetische Thatsache selbst betrifft, dass das „Mesoderm“ häufig in der Form hohler Ausstülpungen des Urdarms auftritt, so gilt dafür genau dasselbe, was oben über die Einstülpung des Entoderms zur Bildung der Gastrulaform gesagt wurde: dass ein socher Vorgang aller Wahrscheinlichkeit nach keineswegs ein primitiver ist, sondern dass die Abfaltung solcher epithelialer Lamellen wenigstens ebenso wahrscheinlich auf einer Abkürzung in der Entwicklung beruht und dass die Einwanderung von Zellen wohl ein primitiverer Bildungsmodus ist (wie hinfällig der Gegensatz zwischen Epithel und Mesenchym ist, wurde oben erörtert). Einige Autoren haben sich allerdings nicht davor gescheut, die Aktinien als Ausgangspunkt zu nehmen; dann liessen sie den Darm einer Aktinie sich von den Blindschläuchen abschnüren und das ganze Thier sich nach und nach — unter Hinweis auf Sagitta als Andeutung eines Zwischengliedes — in ein Wirbelthier verwandeln(!). Giebt man aber solchen Vorstellungen Raum, so ist der vollkommensten Willkür die Thüre geöffnet. — Andere Autoren haben andere Ableitungen des Mesoderms versucht: sie fassten es als ursprüngliche Muskelzellen oder — weil es am Blastoporus entsteht — als Schluckzellen oder

endlich als Geschlechtszellen einer zweiblättrigen Urform auf. Solche Hypothesen können nur subjektiven Werth für ihre Urheber (Rabl, Hatschek) haben; denn es kann zu ihrer Begründung absolut nichts gegeben werden.

Es ist somit bis jetzt absolut misslungen, für alle jene Anlagen, die man aus Konvention mit dem Namen Mesoderm belegt, ein Grundorgan zu finden, auf welches sie in phylogenetischer Hinsicht bezogen werden können. Und auch in Bezug auf die ontogenetische Entstehung dieser Bildungen war es bis jetzt nicht möglich, sie alle ausschliesslich von einem Keimblatt herzuleiten, ohne den Thatsachen Zwang anzuthun. In einigen Fällen gehen sie ja sicherlich aus dem Entoderm hervor, so bei Sagitta, den Brachiopoden und („der Mesoblast") bei den Echinodermen, wo sie als Ausstülpungen des Urdarms, weit entfernt vom Blastoporus entstehen. Ebenso sind die meisten Autoren der neueren Zeit der Ansicht, dass die „mesodermalen" Bildungen bei den Wirbelthieren aus dem Entoderm stammen. Aber andererseits ist es für die Anneliden viel wahrscheinlicher, dass die Muskelplatten aus dem Ektoderm entstehen: bei den Blutegeln differenzieren sich alle zehn Teloblasten aus einer einzigen Furchungskugel heraus, welche ganz in ihrer Bildung aufgeht; bei Oligochaeten (Rhynchelmis) werden sie alle von einer grossen Zelle geknospt, welche nachher Entoderm liefert; es zeigt sich auch deutlich in der ganzen Anordnung, dass ektodermale und „mesodermale" Theile ein einheitliches System dem Entoderm gegenüber darstellen. Man betrachte nur den Keimstreifen von Blutegeln! Die allermeisten Autoren, die über Embryologie der Anneliden gearbeitet haben, sind zu dem Ergebniss gekommen, dass die Muskelplatten vom Ektoderm herzuleiten sind; nur jene Verfasser, die mit ganz dogmatischen Voraussetzungen über das „mittlere Keimblatt" an die Untersuchung herangingen, fanden eine entodermale Entstehung desselben. Und was für die Anneliden gesagt wurde, das gilt ungefähr auch für die Crustaceen und in neuerer Zeit häufen sich die Angaben, welche für eine ektodermale Entstehung der Muskelplatten, auch bei den luftathmenden Arthropoden sprechen (Kennel, Korotneff, Heymons, Brauer u. A). Die allgemein angenommene Homologie der Keimblätter (Ektoderm und Ento-

derm) nun vorausgesetzt, ist es klar, dass eine Bildung, die bei den einen Thieren vom äusseren Blatt entsteht, nicht einer solchen entsprechen kann, die bei den anderen Formen aus dem inneren Blatt ihren Ursprung hat.

Aus den angeführten Gründen ist die konventionell gewordene Annahme eines mittleren Keimblattes (Mesoderm) und die Gleichstellung desselben in den verschiedenen Thiertypen zurückzuweisen. Es giebt gar kein mittleres Keimblatt.

Der letzte Satz wurde zuerst von Kleinenberg ausgesprochen und in ausgezeichneter Weise begründet. Der genannte Autor führte aus, wie man einerseits mächtige ektodermale Muskellagen, andererseits Urdarmdivertikel in eine Kategorie geworfen hatte und suchte nachzuweisen, wie bei den Meeres-Anneliden z. B. das Peritonealepithel auf Grundlage einer ganz spezifischen Gewebsanlage, der Muskelplatten und nicht aus einem indifferenten „mittleren Keimblatt“ entsteht. Später hat Zelinka nachgewiesen, dass bei den Räderthieren die verschiedenen zwischen Oberhaut und Darm gelegenen Organe einzeln aus den Keimblättern, namentlich aus dem Ektoderm entspringen, sodass es eine indifferente Collectivanlage, die als Mesoderm gedeutet werden könnte, gar nicht giebt. Zu einem ähnlichen Resultat kam neuerdings auch Heymons für die Insekten (Orthopteren).[4])

Es wurde oben hervorgehoben, dass es gewisse Regeln für die Bildung der Organe aus den Keimblättern giebt; das Nervensystem und die nervösen Theile der Sinnesorgane entstehen ja fast immer aus dem Ektoderm, das Mitteldarmepithel aus dem Entoderm u. s. w. Aber es giebt verschiedene Ausnahmen von diesen Regeln und dieselben sind interessant, insofern sie die Bedeutung der Keimblätter in eigenthümlicher Weise beleuchten. Schon bei den Coelenteraten ist das Nervensystem nicht immer rein ektodermal, sondern bei den Aktinien giebt es sowohl ektodermale als entodermale Ganglienzellen, beide in der Tiefe der betreffenden Epithelien liegend und aller Wahrscheinlichkeit nach, die einen so gut wie die anderen, in loco entstanden. Und wenn gesagt wurde, dass die nervösen Theile der Sinnesorgane (die Sinnesepithelien) fast immer aus dem Ektoderm

stammen, so finden wir z. B. bei den Säugethieren eine auffallende Ausnahme davon, nämlich die Geschmacksorgane der Zunge. Das Epithel der Zunge, aus welchem sich die Geschmacksknospen herausdifferenzieren, ist nämlich entodermalen Ursprungs. Der vordere und der hintere Abschnitt des Darmes entstehen ja fast immer als Einstülpungen des Ektoderms; aber z. B. bei den Tintenfischen soll nach Korschelt der entodermale mittlere Abschnitt sich bis zum After erstrecken, und kein Hinterdarm gebildet werden. Andererseits scheint bei der Entwicklung der Bryozoën der entodermale Urdarm rückgebildet und der definitive Darm vom Ektoderm gänzlich neugebildet zu werden. Auch bei verschiedenen Insekten soll nach neueren Angaben eines guten Beobachters (R. Heymons) das ganze Darmepithel durch Verwachsung des vom Ektoderm eingestülpten Stomodaeums und Proctodaeums gebildet werden; das Entoderm wäre demgemäss hier jedenfalls beim erwachsenen Thiere gänzlich unterdrückt. Zu einem ähnlichen Ergebniss kam früher schon für eine Schnecke (Bithynia tentaculata) P. B. Sarasin: bei derselben sollte aus dem Entoderm sich nur die Leber bilden und das ganze Epithel des Darmes sollte aus dem Ektoderm stammen; dies wurde jedoch von späteren Autoren in Abrede gestellt und eine neue — aber nicht vom dogmatischen Standpunkte aus angestellte — Untersuchung wäre hier wünschenswerth.

Eine Anzahl solcher Ausnahmen wurden hier hervorgehoben, weil sie in so deutlicher Weise zeigen, worin die Bedeutung der Keimblätter liegt und worin sie nicht liegt, wenn die Sache vom allgemeineren Standpunkte aus betrachtet wird. Eine Zeit lang war es ja eine allgemein verbreitete Anschauung, dass die Keimblätter als histologisch-physiologische Primitivorgane zu betrachten seien und Früchte dieser Anschauung sind z. B. die bekannten Bezeichnungen: Hautsinnesblatt, Darmdrüsenblatt, Gefässblatt oder Darmfaserplatte u. s. w., Bezeichnungen, die zunächst für die Wirbelthiere geltend gemacht wurden und insofern treffend sind, als sie die wesentlichsten, aus den betreffenden Schichten stammenden Theile hervorheben; namentlich Remak führte dieses näher aus, wenn auch schon in seiner Darstellung gewisse Abweichungen von den Regeln der Histogenese namhaft gemacht wurden. Eben solche

Ausnahmen zeigen aber, dass die Keimblätter nicht als histologisch-physiologische Primitivorgane aufzufassen sind, sondern dass den sie aufbauenden Zellen eine Fähigkeit der Umbildung, der Anpassung an veränderte Umgebungen und Lebensverhältnisse mehr oder weniger innewohnt und sie demgemäss unter Umständen in neue Bahnen gelenkt werden können; desshalb verläuft die Bildung der Organe und Gewebe bei dem einen Thiere nicht ganz in derselben Weise, wie bei dem anderen.

In der neueren Embryologie wird denn auch die Bedeutung der Keimblätter von einem anderen Gesichtspunkt aufgefasst; sie wird als von morphologischer Natur betrachtet. Die Keimblätter sind, wie schon oben hervorgehoben wurde, in den verschiedenen Thiertypen homolog, d. h. sie sind von einer gemeinsamen Stammform ererbt, bei welcher sie nicht bloss als embryonale Anlagen, sondern als bleibende Organe des erwachsenen Thieres existierten und bei welcher keine weitere Differenzierung stattfand. Und in Uebereinstimmung mit diesem Gesichtspunkt müssen denn auch die sekundären kollektiven Anlagen möglicherweise auf einfache Gewebe oder Organe bezogen werden, deren Zellen später theilweise Umbildungen, Ausbildungen zu neuen physiologischen Leistungen durchmachten; z. B. könnten aus ursprünglichen Muskelanlagen durch Umbildungen gewisser Elemente Exkretionsorgane, Gefässe, Peritonealzellen entstehen. Doch wäre es auch möglich, dass kollektive Anlagen durch einen Abkürzungsvorgang während der individuellen Entwicklung entständen, indem mehrere (phylogenetisch heterogene) Theile als eine Anlage (indifferente Zellmasse) angelegt würden, die sich erst später in die betreffenden Theile zerlegte. So differenzieren sich ja die Geschlechtszellen meistens erst in späteren Stadien aus dem sogen. Mesoderm heraus.

In der neueren Morphologie spielt die Keimblätterlehre eine ausserordentlich grosse Rolle, nämlich für die Entscheidung von Fragen, die Homologie verschiedener Organe bei verschiedenen Thiertypen betreffend. Denn nur wenn die Theile aus demselben Keimblatt ihren Ursprung haben, können sie in morphologischer Hinsicht gleichgestellt werden (homolog sein); was bei dem einen Thiere sich aus dem Ektoderm entwickelt, kann nicht einem bei

einem anderen Thiere aus dem Entoderm hervorgehenden Gebilde homolog sein, wären die beiden Gebilde auch strukturell und funktionell ganz gleich. Ein durch Einstülpung des Ektoderms entstandener Vorder- oder Hinterdarm könnte dem in gleicher Lage befindlichen Darmabschnitt bei einem anderen Thiere sehr ähnlich sein; hätte er sich aber bei dem letzteren aus dem Entoderm gebildet (wie es z. B. mit dem Hinterdarm der Cephalopoden der Fall sein soll), so wäre die Aehnlichkeit nur auf die funktionelle Gleichheit, nicht auf gleiche Abstammung gegründet. Selbstverständlich genügt aber die Entstehung gewisser Gebilde aus einem und demselben Keimblatt nicht allein, um ihre Homologie zu begründen.

Anmerkungen

[1]) Vergl. W. His, Untersuch. über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. I. Leipzig 1868, sowie: Unsere Körperform u. d. phys. Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.

[2]) O. und R. Hertwig, Studien zur Blättertheorie. Heft 4—5. 1881—1883 (auch in der Jenaischen Zeitschrift Bd. 15—16).

[3]) C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. 15. 1889. Eine Kritik der Methodik dieses Autors findet sich im Zool. Anzeiger 1890.

[4]) Kleinenberg, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44. 1886. — Zelinka, ibid. Bd. 53. 1891. — R. Heymons, Sitzungsber. der Berliner Akademie. 1894. I. — Vergl. auch P. B. Sarasin, Arb. a. d. zool. Institut Würzburg. Bd. 6. 1882. — Bergh, ibid. Bd. 7. 1885.

XII

Der Einfluss der Ernährungsverhältnisse auf die weitere Entwicklung thierischer Embryonen — Direkte Entwicklung und Metamorphose — Larvenorgane und Fötalorgane

Schon oben wurde auseinandergesetzt, wie die Ausstattung des Eies mit Nahrungsstoff (Nahrungsdotter) von entscheidender Bedeutung für den Modus der Furchung und Keimblätterbildung ist. Es soll nun kurz dargelegt werden, wie auch während der weiteren Entwicklung dieses Moment auf den Verlauf der Bildungsvorgänge grossen Einfluss ausübt.

Bei sehr vielen, besonders bei niedrigen Thierformen findet sich nicht mehr Nahrungsstoff in der Eizelle (oder um dieselbe) als nothwendig ist für den Verlauf der allerersten Entwicklungsvorgänge; also müssen die Jungen schon in einem sehr frühen Stadium, oft sehr bald nach Bildung der Keimblätter selbst für ihre Ernährung sorgen. In diesem Falle wird gewöhnlich von jedem Weibchen eine kolossale Quantität von Eiern hervorgebracht, damit die Menge derselben für die ungünstigen Lebensbedingungen der sich entwickelnden Jungen Ersatz biete und die Art erhalten bleibe. Andere Formen legen weit weniger Eier ab; aber diese sind dann besser ausgestattet. Wie schon früher erwähnt, giebt es eine sehr grosse Anzahl von Thieren, bei welchen die Ausstattung des Eies mit Nahrung schon während seines Aufenthaltes im Eierstock stattfindet, wo aller Nahrungsstoff als Nahrungsdotter in die Eizelle selbst abgelagert wird; aber andere Formen begnügen sich nicht damit; sie versehen nicht bloss das Ei durch die Ernährung im Ovarium mit Nahrungsdotter, sondern während des Durchgangs des Eies durch Eileiter und

Uterus wird von den drüsigen Wandungen derselben eine Eiweissmasse abgeschieden, welche in späteren Stadien dem Embryo zu Gute kommt. So wird ja das Eiweiss des Hühnereies während des Durchgangs des Eies durch den Eileiter gebildet und auch die Schleimmasse, welche die Froscheier umgiebt und die, wenn sie in's Wasser kommt, sehr stark aufquillt, wird von den Eileitern abgesondert. Bei den Schnecken wird diese Schleimmasse von einer eigenen, in den Eileiter mündenden Schleimdrüse geliefert. Wiederum bei anderen Thieren wird fast all der zu der Entwicklung des Embryos nöthige Nahrungsstoff ausserhalb des Ovariums gebildet; so z. B. sind die von den Regenwürmern und Kieferegeln abgelegten Eier sehr klein und enthalten fast gar keinen Nahrungsdotter; die Eiweissmasse, von welcher die Embryonen leben, wird von drüsigen Gebilden abgeschieden. Endlich sind ja viele Thiere „lebendig gebärend"; aber auch in diesem Falle können bedeutende Verschiedenheiten in Bezug auf die Ernährungsverhältnisse auftreten: entweder sind die Eier von bedeutender Grösse und stehen in keiner näheren Verbindung mit dem mütterlichen Organismus: sie liegen dann frei im Eileiter oder im Uterus; oder sie sind, wie z. B. bei allen Säugethieren (ausgenommen die Schnabelthiere) ganz klein und arm an Nahrungsdotter; in diesem Falle treten sie — nur nicht bei den Beutelthieren — zu einem gewissen Zeitpunkt in eine mehr oder weniger innige Verbindung mit dem Uterus des Mutterthieres und werden von diesem mittelst einer oder mehrerer Mutterkuchen (Placentae) ernährt. In der Placenta verwachsen embryonale und mütterliche Theile mehr oder weniger fest mit einander und die Blutgefässe des Uterus erweitern sich zu grossen Lakunen, so dass die embryonale Placenta von einem sehr bedeutenden Blutstrom umspült wird; doch halten sich die Blutgefässe des Embryos und des Mutterthieres immer getrennt von einander; die Ernährung findet also durch osmotische Vorgänge, nicht durch direkten Uebertritt des Blutes statt. — Aber die merkwürdigsten Verschiedenheiten in Bezug auf die Ernährungsverhältnisse der Embryonen finden sich doch innerhalb einer und derselben Gattung, nämlich bei der in so vielen Beziehungen merkwürdigen Gattung Peripatus. Die meisten Arten derselben sind lebendig gebärend; doch wurde in neuerer Zeit eine eierlegende, neuholländische Art (P. Leuckarti) bekannt; die

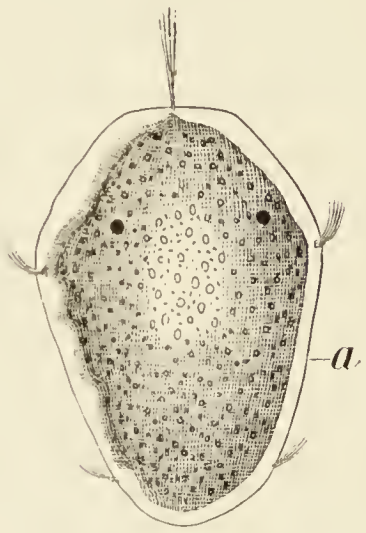
Eier derselben sind gross und reich an Nahrungsdotter. Unter den lebendig gebärenden Arten sind aber nicht weniger als drei verschiedene Typen der Ernährung des Embryos zu unterscheiden. Bei den westindischen Arten (P. Edwardsii und P. torquatus) sind die Eier ungemein klein, haben den Durchmesser von 0,04 mm; aber bald nach der Furchung bilden sich einige Embryonalzellen zu einem Ernährungsorgan aus: zu einer Placenta embryonalis mit Nabelstrang; diese Placenta verbindet sich mit einer aus dem Uterusepithel sich entwickelnden Placenta uterina und durch diese Placenta doppelten Ursprungs wird der Embryo ernährt. Bei der capschen Art (P. capensis) sind die Eier schon bedeutend grösser; ihr Durchmesser ist 0,17 mm und sie gehen keine intimere Verbindung mit dem Uterus des Mutterthieres ein; aber die Embryonen ernähren sich in späteren Stadien aller Wahrscheinlichkeit nach durch Schlucken von Eiweiss, das von den Uteruswandungen abgesondert wird. Endlich giebt es noch eine Art (P. novae Zealandiae), deren Eier ausserordentlich gross und reich an Nahrungsdotter sind; sie haben einen Durchmesser von 1—1,5 mm; die Ernährung und das Wachsthum bis zur Geburt scheint hier allein auf Kosten des Nahrungsdotters stattzufinden.[1])

Wie gesagt, der Einfluss der reichlichen Ausstattung, resp. der Armuth des Embryos an Nahrungsstoffen äussert sich nicht nur während der allerersten Entwicklungsstadien, meistens macht sich dieser Faktor auch während der späteren Entwicklung sehr stark geltend. In vielen Fällen giebt er den Ausschlag, ob die Entwicklung, wie man sagt, eine direkte ist oder ob sie mit einer Metamorphose verbunden ist.

Es ist sehr schwierig, ja eigentlich wohl unmöglich, eine für alle Fälle zutreffende Definition dieser zwei Begriffe, der direkten Entwicklung und der Metamorphose zu geben, da zwischen ihnen alle Uebergänge vorhanden sind. Berücksichtigt man nur die extremen Fälle, so ist es schon leicht, scharfe Kategorien aufzustellen; sobald man aber an die zweifelhaften Fälle herankommt, erweisen sich die Definitionen als nicht stichhaltig, und man weiss nicht recht, unter welchen Begriff man sie einordnen soll. Allerdings giebt es eine Anzahl zoologischer und embryologischer Verfasser, die — ausser

der Entwicklung im Mutterleib — jede Entwicklung ausserhalb des mütterlichen Körpers als eine direkte bezeichnen, wenn sie in Bezug auf die wesentlichsten Formverhältnisse innerhalb der Eihaut vollendet wird, so dass das junge, dem Ei entschlüpfende Thier in Bezug auf Gestalt, Bau und Lebensweise den Eltern gleich ist; von einer Metamorphose spricht man dagegen, wenn das junge, dem Ei entschlüpfende Thier sehr verschieden von dem Mutterthier ist und erst durch eine Reihe wesentlicher Umbildungen und Formänderungen seine definitive Gestalt erreicht. Selbst in angesehenen, verbreiteten Lehrbüchern kann man eine solche Definition treffen und doch ist sie, wenn allgemein durchgeführt, unhaltbar und willkürlich. Die folgende Thatsache zeigt hinlänglich, wie wenig natürlich die genannte Begriffsaufstellung ist. Eine grosse Anzahl Larven

Fig. 99.

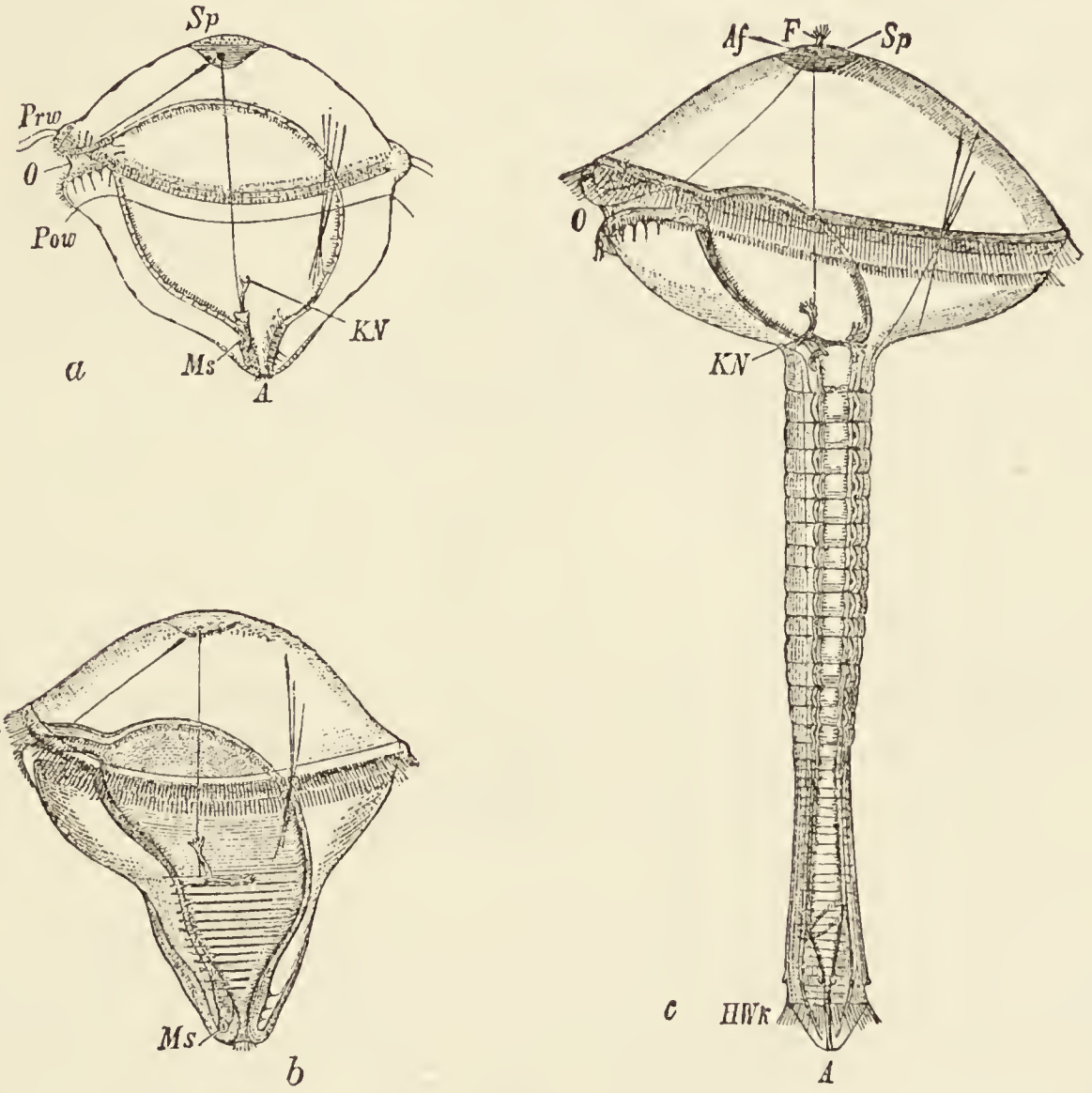


Schwärmende Larve von Spio fuliginosus nach Claparède und Metschnikoff (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 19). a die Eihaut.

von Anneliden behalten noch, wenn sie zu schwärmen beginnen, die Eihaut bei; Fig. 99 stellt eine solche Larve einer Art der Gattung Spio, eines röhrenbewohnenden Anneliden dar. Die Larve ist mit zwei Augenflecken, mit einem Wimperschopf am Vorderende und mit quer um den Körper laufenden Wimperkränzen versehen; das kleine Thier schwärmt mittels letzterer an der Oberfläche des Meeres, führt also ein von der Lebensweise der Eltern sehr verschiedenes Dasein. Nichtsdestoweniger, trotz dieser freien Lebensweise, ist das Thierchen noch von der Eihaut (a) umgeben (die Wimperhaare haben dieselbe durchbohrt und ragen frei in's Wasser vor). Andere

Annelidenlarven sprengen dagegen frühzeitig die Eihaut, führen aber sonst ein ganz ähnliches Dasein und haben einen ganz ähnlichen Bau, wie die ersteren. Dies scheint z. B. mit den in Fig. 100 abgebildeten Larven des Polygordius der Fall zu sein. Trotzdem nun in beiden Fällen die Larven mit ganz anderen Organen ausgerüstet sind und eine ganz andere Lebensweise führen, als die erwachsenen Thiere — ausser den Wimperkränzen haben sie oft Ur-

Fig. 100 a—c.



Larvenstadien von Polygordius nach Hatschek aus Claus a. a. O. O Mund, A After, Prw praeoraler, Pow postoraler Wimperkranz, SP Scheitelplatte, Af Augenfleck, F Tentakel, Ms Muskelplatten, KN Kopfniere, HWk perianaler Wimperkranz.

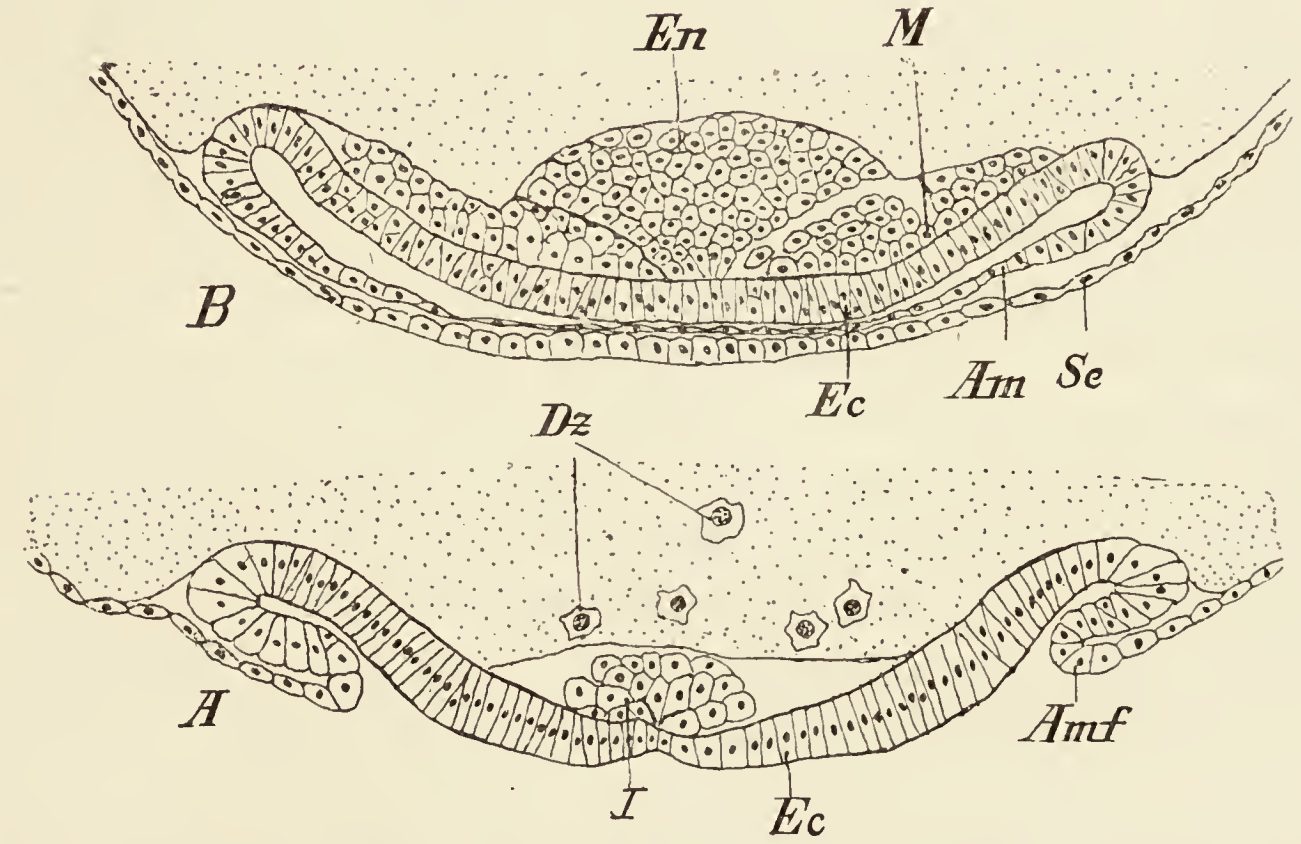
nieren und einen provisorischen Schlund; alle diese Theile gehen später zu Grunde — und trotzdem die Larven in beiden Fällen wesentlich gleich gebildet sind, müsste man doch, falls man die oben genannten Definitionen festhalten wollte, da, wo die Eihaut frühzeitig abgeworfen wird, von einer Metamorphose und dort, wo die Larve die Eihaut längere Zeit beibehält, von einer direkten Entwicklung reden. Aber

eine solche scharfe Unterscheidung hätte gar keinen Zweck, weil sie auf ein ganz unwesentliches Moment basiert ist und in der Praxis wird sie denn auch nicht von den Zoologen gebraucht; in beiden Fällen wird die Entwicklung allgemein als Metamorphose und die abgebildeten Entwicklungsformen als Larven bezeichnet.

Man könnte nun die Sache umdrehen und fragen: kann denn nicht allgemein mit dem Namen Metamorphose eine Entwicklung belegt werden, bei welcher in früheren Stadien provisorische Organe ausgebildet werden, die in späteren Stadien verschwinden, um den definitiven Gebilden Platz zu machen? Aber auch eine solche Definition wäre nicht stichhaltig und stritte jedenfalls gegen alle Konvenienz. In diesem Falle müsste man z. B. die Entwicklung der Vögel und Säugethiere als Metamorphose bezeichnen, denn die Embryonen dieser Thiere besitzen bekanntlich eine Menge provisorischer Einrichtungen. die später ganz oder theilweise rückgebildet werden: Schlundspalten oder Kiemenspalten und Kiemenbogen mit dazu gehörigen Gefässen, Urnieren u. s. w. Ebenso wie es bei vielen sich nicht mittelst Metamorphose entwickelnden Thieren eine Anzahl später verschwindender Larvenorgane giebt (z. B. die Wimperkränze der Annelidenlarven), so haben auch viele Formen, die alle wesentlichen Züge der Entwicklung als ruhende Geschöpfe innerhalb der Eihaut oder innerhalb des mütterlichen Körpers durchmachen, eine Anzahl Foetalorgane. Hierher gehören vor Allem die Foetalhäute oder Embryonalhäute. Man trifft solche namentlich bei den amnioten Wirbelthieren (Reptilien, Vögeln, Säugethieren) und bei vielen luftathmenden Arthropoden. Als ein verhältnissmässig einfaches Beispiel der Bildung solcher Embryonalhäute mögen die Verhältnisse bei einem Wasserkäfer (Hydrophilus piceus) dienen. Wenn sich hier an der Bauchseite der Keimstreifen als eine Verdickung des Blastoderms anlegt, fangen bald die den Rand desselben begrenzenden Theile des Blastoderms an, sich über ihn emporzuwölben; von hinten und von beiden Seiten, zuletzt auch von vorn wachsen Falten empor, die sogenannten Amnionfalten, welche schliesslich den Embryo ganz bedecken. Wie man aus Fig. 101 A ersieht, sind diese Falten echte Duplikaturen, aus einer äusseren und einer inneren Schicht von Ektodermzellen

bestehend und das Resultat dieses Prozesses ist der im Querschnitt Fig. 101 B dargestellte Zustand; indem sich die Amnionfalten ganz über den Embryo verbreitert haben, ist die Embryonalanlage von zwei deutlich geschiedenen Häutchen eingehüllt: einem inneren, das seitlich in die Seitentheile der Embryonalanlage sich umbiegt, dem Amnion und einem äusseren, das seitlich in das periphere Blastoderm sich fortsetzt, die Serosa. Beide Embryonalhüllen bestehen hier, ihrem Ursprung gemäss, aus einer einfachen Schicht von Ektodermzellen. Der Embryo ist somit während einer längeren Periode von

Fig. 101 A—B.



Zwei Querschnitte durch den Keimstreifen von Hydrophilus mit den Embryonalhüllen in verschiedenen Entwicklungsstadien nach K. Heider (die Embryonalentw. von Hydroph. piceus. Jena 1889). A jünger, B älter. Ec Ektoderm, En Entoderm, M Muskelplatten, I innere Zellmasse, aus der sich En und M differenzieren, Amf Amnionfalten, Am Amnion, Se Serosa.

der Oberfläche des Eies durch die Hüllen ausgeschlossen; später bersten aber beide Hüllen; sie werden dann nach der Dorsalseite hinauf verschoben und sinken hier durch einen sehr merkwürdigen Vorgang in den Dotter ein, wo sie schliesslich resorbiert werden (bei anderen Insekten werden sie einfach abgeworfen). — Bei den amnioten Wirbelthieren bilden sich die beiden, dieselben Namen tragenden Embryonalhäute in sehr ähnlicher Weise wie bei den In-

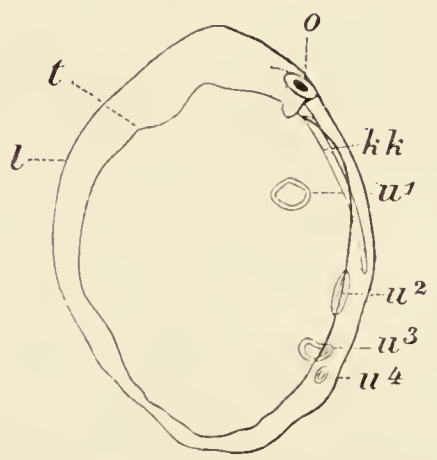
sekten und hüllen den Embryo während einer längeren Periode ganz ein; nur wölben sie sich, da ja die Wirbelthiere einen dorsalen Keimstreifen haben, nicht über den Bauch, sondern über den Rücken des Embryos empor und sowohl Amnion wie Serosa sind hier zweischichtig, indem die Hautplatte zwischen die beiden Ektodermschichten mit hinauswächst (also bildet sie die innere Schicht der Serosa, die äussere des Amnions). Doch muss hierüber, sowie über die komplizierten Verhältnisse bei der Bildung der dritten Embryonalhülle der amnioten Wirbelthiere, der Allantois, auf die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere verwiesen werden.

Der oben erwähnte Gegensatz zwischen Metamorphose und direkter Entwicklung im Allgemeinen ist aus den oben erwähnten Gründen, streng theoretisch gesehen, bedeutungslos. Jede Entwicklung, die von einem beliebigen Metazoon vom Ei an bis zur fertigen Gestalt durchlaufen wird, ist ja in der That ein ganz radicaler Umbildungsvorgang und wenn man so will, eine Verwandlung, eine Metamorphose. Wird desshalb in der oben genannten Weise ein Gegensatz zwischen direkter Entwicklung und Metamorphose aufgestellt, so hält man sich nur an die am meisten in die Augen springenden Verhältnisse in Bezug auf Bau und Lebensweise der Jugendformen. Dies ist aber willkürlich und die Begriffe sind, wie gesagt, wenn allgemein angenommen, theoretisch undurchführbar. In der Praxis können sie dagegen der Kürze wegen eine gewisse Bedeutung haben: in dem einzelnen, speziellen Fall kann man sich leicht darüber einigen, die Entwicklung eines Thieres als Metamorphose und die eines anderen, derselben Gruppe angehörigen, als direkte Entwicklung zu bezeichnen; in dieser Weise angewandt, kann die Unterscheidung zweckmässig sein; nur darf man eben den Begriffen keine grössere Bedeutung beimessen, als ihnen wirklich zukommt.

Wir kehren nun zurück zu dem Thema, von welchem wir ausgingen, zu der Frage: ob die verschiedenartige Ausstattung des Eies mit Nahrungsstoff bestimmend sein kann dafür, ob die Entwicklung eine direkte oder eine Metamorphose wird. Wenn wir z. B. eine kleine, wohlbegrenzte Thiergruppe wie die Blutegel nehmen, deren einzelne Formen nur wenig von einander abweichen, so machen sich

während der Entwicklung sehr wesentliche Unterschiede bei jenen geltend, je nach der Weise, in welcher die Ernährung des Eies und des Embryos stattfindet. Bei den Kieferegeln (Nephelis, Aulastoma, Hirudo) sind die Eier sehr klein und arm an Nahrungsdotter; sie werden aber in Cocons abgelegt, die mit einer Eiweissmasse gefüllt sind und in welchen die Jungen, nachdem sie die Eihaut gesprengt haben, bald eine ansehnliche Grösse erreichen und sehr frühzeitig anfangen, ein aktives Dasein zu führen: Eiweiss zu schlucken. In Uebereinstimmung mit dieser Lebensweise sind sie denn auch mit einer Anzahl provisorischer Organe ausgestattet: sie haben eine primitive Haut mit einem wohlentwickelten Muskelsystem, ferner einen für das Eiweiss-Schlucken eingerichteten Schlund

Fig. 102.



Larve von Aulastoma. o Mund mit dem provisorischen Schlund, kk Keimstreifen, u^1—u^4 Urnieren, t Darmwand, l die provisorische Leibeswand.

und 2—4 Paare eigenthümlicher, ringförmiger Exkretionsorgane (Urnieren); alle diese Theile werden rückgebildet, wenn das im Cocon enthaltene Eiweiss verbraucht ist und durch die sich unterdessen entwickelnden, funktionell entsprechenden, bleibenden Theile ersetzt. Eine solche Larve von Aulastoma ist in Fig. 102 dargestellt. Bei einigen Rüsselegeln dagegen (Clepsine) sind die Eier gross und reichlich mit Nahrungsdotter versehen; in Folge dessen fangen die Jungen erst in späteren Stadien an, in aktiver Weise Nahrung aufzunehmen und sie machen denn auch keine derartigen Umbildungen, wie die Jungen der Kieferegel durch: es fehlen ihnen sowohl die Urnieren, wie auch die provisorische Haut und der Schlund. In diesem Falle kann man somit sehr wohl die Entwicklung der Kiefer-

egel als Metamorphose, diejenige der Clepsine dagegen als direkte Entwicklung bezeichnen.[2])

Indessen sind es bei weitem nicht in allen Fällen Verschiedenheiten in den Ernährungsverhältnissen des Eies, welche derartige Verschiedenheiten der Entwicklung bedingen. Wenn z. B. Heuschrecken und Schaben eine sogen. unvollständige, die Schmetterlinge und Wespen dagegen eine vollständige Metamorphose durchmachen, so ist dies zwar darauf begründet, dass die Larvenformen der Letzteren für eine ganz andere Lebensweise als die erwachsenen Thiere eingerichtet sind, was bei den Ersteren nicht der Fall ist; in beiden Fällen ist aber das Ei reichlich mit Nahrungsdotter versehen. Welche Momente in solchen Fällen die Verschiedenheiten der Entwicklungsweise bedingt haben, lässt sich schwer sagen.

Anmerkungen

1) Kennel, Arbeiten a. d. zool. Institut Würzburg. Bd. 7, 1884. — Sheldon, Zool. Anzeiger 1887.

2) Vergl. meine Arbeiten in den Arbeiten a. d. zool. Institut Würzburg. Bd. 7, 1885 (Aulastoma) und in der Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41, 1884 (Nephelis), sowie im Zool. Anzeiger. 1886 (Clepsine). — Ferner Whitman, Quart. journ. of. micr. sc. Bd. 18, 1878 und Journ. of Morph. Vol. 1, 1887.

XIII

Die experimentellen Untersuchungen über die Bedeutung der Furchungszellen für den Aufbau der einzelnen Theile des thierischen Embryos

Wir haben die wesentlichsten Modi der Furchung und Keimblätterbildung und eine Anzahl von Beispielen aus der Mannigfaltigkeit der Thatsachen der Organogenese bei normal sich entwickelnden thierischen Embryonen kennen gelernt. In der neuesten Zeit hat man sich nun durch Versuche festzustellen bemüht, welche Rolle bei verschiedenen Thieren die einzelnen Furchungszellen für die Entwicklung der Keimblätter und Organe zu spielen haben. Man hat nämlich die Erfahrung gemacht, dass man einzelne Furchungskugeln ganz aus der Entwicklung entfernen kann, ohne dass dies die Entwicklungsfähigkeit der übrigbleibenden beeinträchtigt; nur wird die Weise, in welcher sich diese unter den geänderten Verhältnissen entwickeln, mehr oder weniger verändert. Die Furchungskugeln kann man entweder durch Anstechen abtödten oder beschädigen oder man kann sie (bei einigen Thieren) durch Schütteln der Eier entfernen; auch kann durch Ausübung eines starken Druckes in einer bestimmten Richtung auf die sich furchenden Eier eine starke Abänderung des normalen Furchungsmodus erzielt werden, was jedoch nicht die Hervorbringung eines normalen Embryos hindert. Das Verdienst, diese neue Forschungsrichtung angebahnt zu haben, gebührt unbestreitbar W. Roux und selbst wenn sich einige seiner Resultate als unhaltbar erweisen, ist er es doch, der den neuen Weg des Experiments im Reiche der ersten Entwicklungsvorgänge gezeigt hat. Seinen Schriften sind dann zahlreiche Arbeiten von Chabry, Driesch, Wilson, O. Hertwig u. A. gefolgt.

Wenn auch die möglichst exakte Forschungsmethode, diejenige des Experiments in Anwendung gebracht wurde, um den Werth und die Bedeutung der einzelnen Furchungszellen zu bestimmen, so ist jedoch noch zu bedauern, dass die Raisonnements der Experimentatoren vielfach von der in unserer Zeit sich so breit machenden naturphilosophischen Richtung beeinflusst sind. Erstens wird allzustark generalisiert: es ist charakteristisch, dass fast jeder Experimentator, der an einer Thierform experimentiert hat, gleich seine wenigen Ergebnisse verallgemeinern will, und daraus entsteht ein Konflikt zwischen den allgemeinen Ansichten der verschiedenen Autoren, der häufig in einen wenig erspriesslichen Streit um Worte und Ausdrücke sich verliert (zurückhaltender und wie es scheint besonnener haben sich z. B. Chabry und Wilson über ihre Versuchsergebnisse ausgesprochen). Dann operieren einige Forscher bei den Schlüssen, die sie aus ihren Experimenten ziehen, noch mit gänzlich unbewiesenen Hypothesen; z. B. spielen die Hypothesen, dass der Kern das formbestimmende Element der Zelle sei, oder dass es ein besonderes „Regenerationsplasma“ gäbe, in der Beweisführung mehrerer bedeutender Forscher eine grosse Rolle, und doch sind sie nichts weniger als bewiesen. Wir lassen in der folgenden Darstellung die Thatsachen selbst sprechen und enthalten uns so viel als möglich der Hypothesen, werden auch bemüht sein, keinen einseitigen Standpunkt einzunehmen. Die betreffenden Versuche sind an einer ganzen Anzahl von Thierformen angestellt: an Amphibien, Echinodermen, Ascidien, Amphioxus, Knochenfischen und die Eier der betreffenden Thiere verhalten sich den äusseren Eingriffen gegenüber keineswegs ganz gleich; gerade dies müsste zur Vorsicht beim Verallgemeinern mahnen [1]).

Werden die zwei ersten Furchungskugeln eines Seeigels durch starkes Schütteln von einander isoliert, so kann jede derselben — falls sie intakt und gesund geblieben ist — ihre Entwicklung für sich fortsetzen. Sie theilt sich weiter und wenn einige Theilungen durchgemacht sind, stellt die Summe ihrer Descendenten eine nach der einen Seite offene Halbkugel dar; oben sind 2 — statt 4 — kleinere Zellen (Mikromeren) vorhanden. Diese Halbkugel wird nun bald zu einer geschlossenen Hohlkugel, einer Blastosphaera, indem

der freie Rand sich zusammenschliesst. Diese Blastosphaera ist nur halb so gross, wie die normale und enthält nur die halbe Anzahl Zellen des entsprechenden Stadiums; aber die einzelnen Zellen sind von normaler Grösse, nicht kleiner als gewöhnlich. Aus der Blastosphaera kann sich ferner eine Gastrula und aus dieser eine Pluteuslarve von halber Grösse in normaler Weise entwickeln [2]). — Wird der Zusammenhang zwischen den beiden ersten Furchungskugeln nur unvollständig gelockert, so können Doppelbildungen entstehen, der Art, dass die beiden Hälften sich entweder trennen oder mit einander verwachsen: es findet eine Abschnürung der Blastosphaera statt, welche sich im ersteren Falle in zweie zerlegt, von welchen jede sich auf eigene Hand weiter entwickelt; im zweiten Fall kann ein Doppel-Pluteus entstehen (zwei mit einander an den Mundregionen vereinigte Larven). Auch durch Einwirkung stärkerer Wärme ist es möglich, den Zusammenhang der beiden ersten Furchungskugeln (aber nicht der späteren) etwas zu lockern und es können Zwillingsbildungen entstehen. [3]) — Ebenso kann man durch Eliminierung einer der Furchungszellen im vierzelligen Stadium eine Gastrula und einen Pluteus von $^3/_4$ Grösse hervorbringen; ja es gelang sogar, aus einer Furchungskugel im vierzelligen Stadium einen Pluteus von $^1/_4$ Grösse heran zu züchten.

Wird durch Anstechen eine der beiden ersten Furchungszellen des Seeigeleies verletzt, so tritt, falls der Kern und seine nächste Umgebung nicht durch die Nadel geschädigt wurde, nur etwas Protoplasma aus; die Zelle aber bleibt am Leben, rundet sich ab und furcht sich weiter; es bildet sich ein Embryo von fast normaler Grösse. Wird aber der Kern getroffen, so stirbt die Zelle und bewirkt, indem sie der gesunden Zelle anliegen bleibt und einen Widerstand ausübt, dass die aus dieser hervorgehende Halbkugel sich viel langsamer zu einem geschlossenen, ganzen Gebilde entwickelt, als wenn die Furchungskugeln durch Schütteln gänzlich von einander getrennt worden wären [4]).

Werden die Seeigeleier zwischen zwei parallelen oder einigermassen parallelen Glasplatten (Objektträger und Deckglas) mässig gepresst, so wird der Furchungsmodus stark geändert: die Zellen nehmen andere gegenseitige Stellungen ein, als bei dem unter normalen

Verhältnissen verlaufenden Vorgang. Beispielsweise ordnen sich die Zellen des achtzelligen Stadiums normal in zwei Kränzen von je vier Zellen an; unter einem starken Druck findet aber eine Abplattung statt und die acht Zellen stehen in einer Ebene. Wird der Druck fortgesetzt, so bilden die Zellen noch im 16zelligen Stadium eine einschichtige Platte und erst im 32zelligen Stadium werden sie in zwei Schichten angeordnet. Bringt man solche Eier wieder unter normale Verhältnisse, so können sich aus ihnen — trotz der abnormen Physiognomie, welche die Furchung aufwies — ganz normale Larven entwickeln. — Auch durch Veränderungen der Concentration des Seewassers kann der Furchung ein von dem Normalen abweichender Verlauf aufgezwungen werden.

Endlich ist festgestellt worden, dass man im normalen achtzelligen Stadium sowohl den oberen, als den unteren Kranz von vier Zellen eliminieren kann und dass sich in beiden Fällen eine ganz normale Zwerglarve (Gastrula und Pluteus) entwickelt. Da nun nach der gewöhnlichen Anschauung die oberen Zellen (am Mikromerenpol) die Anlage des Ektoderms, die unteren hauptsächlich die Anlage des Entoderms darstellen[5]), so konnte aus dem eben erwähnten Versuche geschlossen werden, dass die Ektoderm- und Entodermanlagen — wenn noch nicht völlig differenziert — einander vertreten können, in der Weise dass, wenn die die Anlage des Entoderms enthaltenden Zellen weggenommen werden, die ektodermalen Zellen das Entoderm wieder herstellen können und umgekehrt.

Alledem zufolge wären also, wie Driesch sich ausdrückt, „die Furchungskugeln der Echiniden als ein gleichwerthiges Material anzusehen, welches man in beliebiger Weise, wie einen Haufen Kugeln durcheinander werfen kann, ohne dass die normale Entwicklung gestört wird.“ Dass bei einer derartigen Bildungs- und Umbildungsfähigkeit der Furchungszellen jede einzelne derselben doch bei der normalen Entwicklung immer Gleiches hervorbringt, muss in einer Beziehung zum Ganzen liegen; denn wird durch Eliminierung von Schwesterzellen diese Beziehung aufgehoben oder abgeändert, so sind die Zellen im Stande andere Theile als diejenigen, welche sie bei dem normalen Entwicklungsverlauf hervorbringen, zu produzieren. Die Zellen erhalten also nicht durch das Material, das sie enthalten,

sondern durch ihre Lagebeziehungen zu den Schwesterzellen und ihre Einordnung in den ganzen sich entwickelnden Organismus ihre besondere Entwicklungstendenz.

Sehr ähnliche Verhältnisse wie bei den Seeigeln finden sich auch noch nach den schönen Untersuchungen Wilson's beim Amphioxus. Auch hier lassen sich die beiden ersten Furchungskugeln durch Schütteln isolieren (und zwar noch leichter als bei den Seeigeln) und ebenso die Zellen des Viererstadiums; aus den isolierten Furchungskugeln können Larven (Gastrulae und Larven mit Medullarrohr, Chorda und einer Anzahl Ursegmenten) von halber, resp. viertels Grösse herangezüchtet werden. Leichter gelingt dies aus einer Furchungszelle des 2-Stadiums als des 4-Stadiums. Werden die Zellen nicht vollständig getrennt, so entstehen auch hier Doppelbildungen (Monstra), deren Achsenstellungen eine verschiedene sein kann. Die zwei ersten Theilungen des Amphioxus-Eies sind (bei normaler Entwicklung) ganz gleich, sodass vier spiegelbildlich gleiche Zellen entstehen; die dritte Theilung ist ungleich und von den 8 Zellen sind die vier oberen ein wenig kleiner, als die vier unteren. Wird aber eine Zelle auf dem 4-Stadium isoliert, so schlägt sie einen neuen Modus ein, indem sie sich zunächst in gleiche Zellen zerlegt; erst später tritt die Ungleichheit auf. Die isolierte Furchungskugel benimmt sich also, als sei sie ein ganzes Ei und produziert ja auch unter günstigen Umständen eine ganze, wenn auch kleine Larve. — Auf dem 8zelligen Stadium gelang es nicht mehr, ganze Larven zu züchten; eine solche isolierte Zelle furcht sich zwar auch weiter und bildet entweder eine Blastosphaera oder eine gekrümmte Platte; diese gekrümmten Platten können in zwei Varianten auftreten: eine mit Zellen, die den ektodermalen und eine andere mit Zellen, die den entodermalen Zellen des normalen Embryos ähnlich sind; jene dürfte von einer der kleineren, diese von einer der grösseren Zellen des 8-Stadiums abstammen. Weiter entwickeln sich aber diese isolierten Zellen nicht.

Wenn also beim Amphioxus durch das Auseinanderschütteln der Furchungskugeln erster und zweiter Ordnung die Einheit des sich bildenden Embryos gestört wird, so bilden sich gleich zwei, resp. vier neue Einheiten und jede Zelle schlägt noch früher als bei

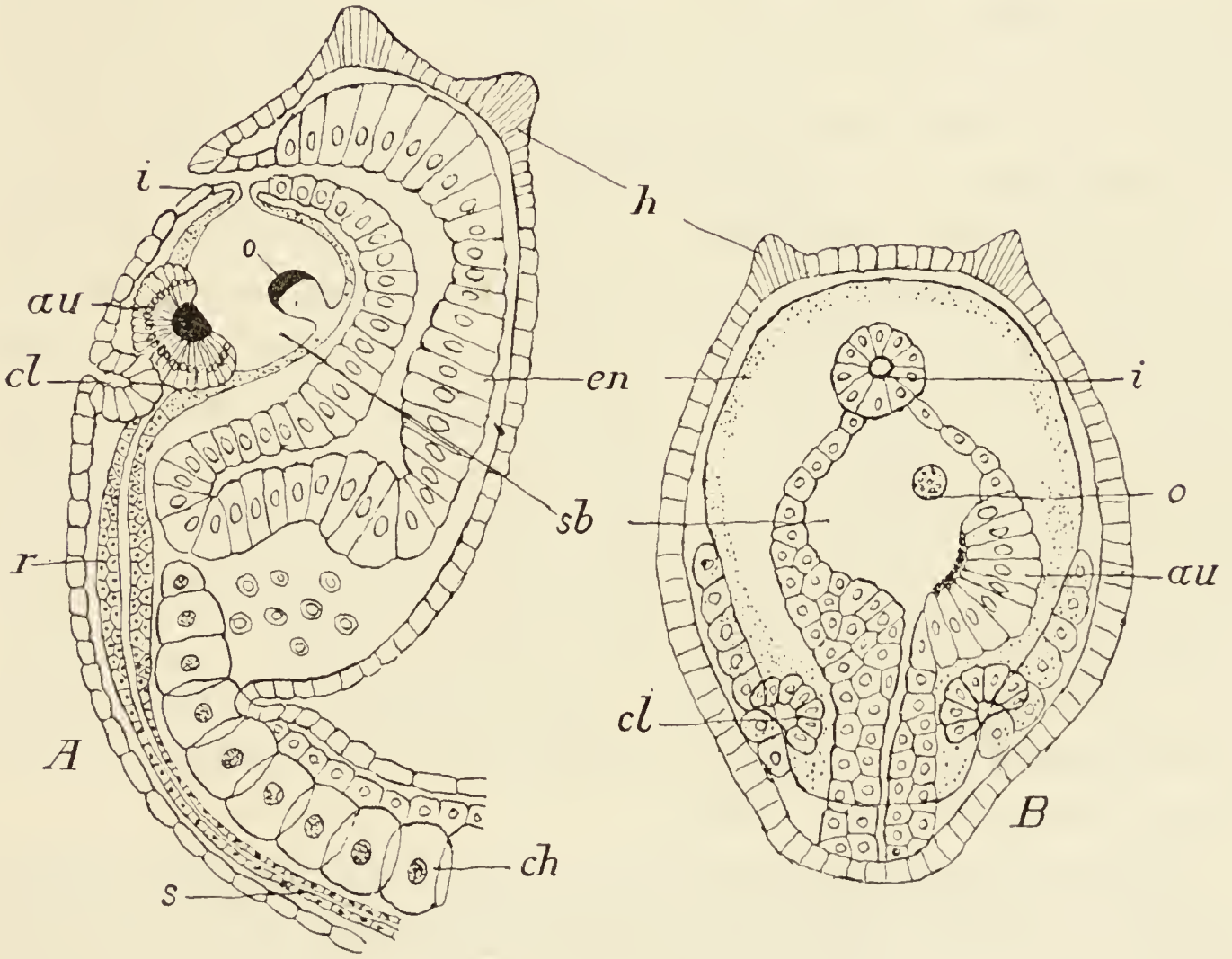
den Echinodermen einen anderen Weg der Entwicklung ein, als denjenigen, welchem sie gefolgt wäre, wenn sie im Verband der Schwesterzellen verharrt hätte. Also hier zeigt sich noch deutlicher als bei den Echinodermen, dass es die Einordnung in das Ganze ist, die den einzelnen Furchungszellen ihren Weg der Theilung und Entwicklung vorschreibt.

Wesentlich andere Verhältnisse in Bezug auf die Fähigkeiten der einzelnen Furchungskugeln treffen wir bei den Ascidien; sonderbar genug scheinen die Ascidien und der Amphioxus in dieser Beziehung zwei Extreme vorzustellen. Versuche an Ascidieneiern sind in der bedeutungsvollen Arbeit des zu früh verstorbenen Chabry mitgetheilt; ausserdem hat Chabry noch die unter natürlichen Verhältnissen sich entwickelnden Monstra studirt und mit den künstlich hervorgebrachten verglichen. Bei der von ihm untersuchten Art kommen Missbildungen in grosser Anzahl, namentlich gegen Ende der Laichperiode vor; es giebt hier geradezu monstripare Thiere, welche jedenfalls zeitweise nur zu Monstra sich entwickelnde Eier gebären; eine und dieselbe Missbildung wiederholt sich oft an vielen demselben Laich angehörigen Exemplaren.

Zum Verständniss der Chabry'schen Experimente muss Folgendes vorausgeschickt werden. Bei der normalen Entwicklung der Ascidien lassen sich nach den übereinstimmenden Angaben neuerer Autoren (Seeliger, van Beneden und Julin, Chabry u. A.) schon während der ersten Furchungen die künftigen Regionen der Larve unterscheiden: die erste Furche entspricht in ihrer Stellung der künftigen Medianebene und theilt also das Ei in eine rechte und eine linke Hälfte; jede derselben wird durch die zweite, quer einschneidende Furche in eine vordere und eine hintere Zelle zerlegt. Die weitere Entwicklung dieser Thiere ist dadurch merkwürdig, dass sie grosse Aehnlichkeit mit der Entwicklung der Wirbelthiere darbietet: es entwickelt sich durch Einstülpung des Ektoderms längs der dorsalen Medianlinie ein Medullarrohr, das sich in mehrere Theile sondert; der bedeutendste Theil desselben ist die „Sinnesblase", welche zwei Sinnesorgane, ein Auge und einen „Otolithen" enthält; das Auge gehört der rechten Seite an und ebenso in früheren Stadien der Otolith.

Aus dem dorsalen Theil des Entoderms bildet sich wie bei den Wirbelthieren eine Chorda dorsalis. Die Chorda ist hauptsächlich im Schwanzabschnitt entwickelt, welcher das Bewegungsorgan der Larve vorstellt. Im vorderen Körperabschnitt kommt es zur Bildung zweier Cloakeneinstülpungen (aus welchen die Bekleidung des Peribranchialraums beim erwachsenen Thiere hervorgeht) und ganz vorne entstehen drei Haftpapillen, mittelst welcher die Larve sich später festsetzt. Vergl. hierzu Fig. 103 A—B.

Fig. 103 A, B.



Embryonen späterer Stadien von Ascidia mamillata nach Kowalevsky aus Korschelt's und Heider's Lehrb. d. vergl. Entw.gesch. d. wirbell. Th. A Seitenansicht, B Dorsalansicht. au Auge, o Otolith, sb Sinnesblase, r Rumpftheil und s Schwanzabschnitt des Medullarrohres; i Ingestionsöffnung, en Entoderm, ch Chorda, cl Cloakeneinstülpungen.

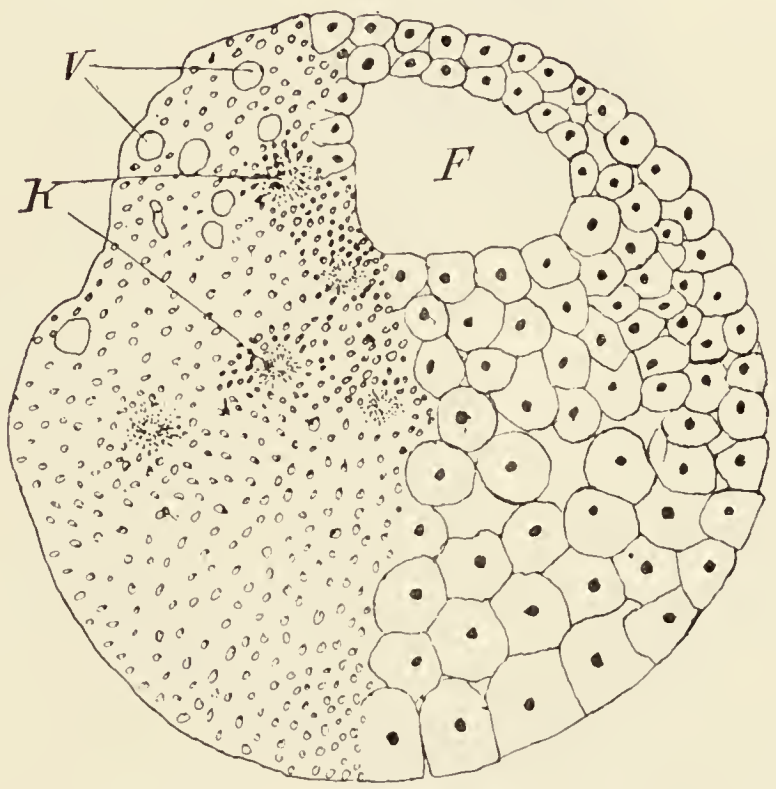
Ebenso wie schon die Hauptrichtungen der Larve durch die ersten Furchen bestimmt sind, sind auch die einzelnen Furchungskugeln der ersten Stadien mit der Bildung bestimmter Theile vertraut; zerstört man eine der Furchungskugeln erster oder zweiter Ordnung, so entsteht nicht (wie bei den Seeigeln und dem Lanzett-

fisch) eine kleine, aber vollständige Larve, sondern in dem sich bildenden Embryo machen sich bestimmte Defekte bemerkbar und es resultiert aus dem Tode der Zelle — sei er durch Krankheit des Eies oder durch Anstechen verursacht — eine Abnormität, ein Monstrum; erst vom 16 zelligen Stadium ab kann eine Zelle getödtet werden, ohne dass eine Missbildung zu entstehen braucht. Stirbt z. B. eine der zwei ersten Furchungszellen ab, so kann sich zunächst eine Gastrula halber Grösse, aber sonst normalen Baues entwickeln; aus dieser kann ferner eine Larve hervorgehen, die Chorda und Muskeln besitzt — aber die letzteren sind zu schwach, um die Eihülle zu sprengen — bei dieser Larve wird jedoch kein Medullarrohr gebildet, sondern das Nervensystem bleibt an der Oberfläche blattförmig ausgebreitet und ebenso liegt das Auge frei an der Oberfläche; es entsteht auch nur eine Cloakeneinstülpung und eine Haftpapille. Jedenfalls in Bezug auf einige Körpertheile ist also eine solche Larve als eine Halbbildung zu betrachten. Werden die beiden hinteren Furchungszellen des 4-Stadiums zerstört, oder sterben sie von selbst ab, so bildet sich zwar eine Chorda, aber dieselbe bleibt nackt; es entwickelt sich kein Schwanzektoderm. Das Auge bildet sich normal auf Grundlage der vorderen rechten, der Otolith auf Grundlage der hinteren rechten Furchungskugel des vierzelligen Stadiums. Wird diese letztere zerstört, so kommt es nie zur Bildung eines Otolithen; stirbt dagegen die vordere rechte Furchungskugel, so kann sich trotzdem (aus dem Material der vorderen linken) ein Auge bilden.

Bei den Ascidien sind also, wie aus dieser Darstellung ersichtlich, viele Organe schon in bestimmten Furchungszellen der allerersten Stadien angelegt und können nur aus dem Material der betreffenden Zellen hervorgehen; die anderen Zellen liefern andere Theile und sind nicht im Stande nach Zerstörung der Schwesterzellen dieselben zu ersetzen. So scheint es, dass nur die beiden vorderen Zellen fähig sind. das Material für die Chorda und die Sinnesblase zu produzieren, und dass nur die rechte hintere Furchungskugel es vermag, den Otolithen hervorzubringen.[6])

Eine gewissermaassen vermittelnde Stelle zwischen den beiden Extremen nimmt das Froschei ein. Nach Roux u. A. sind auch hier die Regionen des Embryos schon durch die ersten Furchen bestimmt, indem die allererste Furche die Medianebene des Embryos bezeichnet — die Furche soll wiederum durch die Copulationsebene von Ei- und Samenkern bestimmt werden — und die zweite Furche eine Querfurche ist; die untere, weisse Hemisphaere, welche später von den Zellen der schwarzen Hemisphaere überwachsen wird, entspricht der künftigen Dorsalseite: hier legen sich die Medullarwülste an. Wird nun eine der ersten Furchungskugeln angestochen,

Fig. 104.

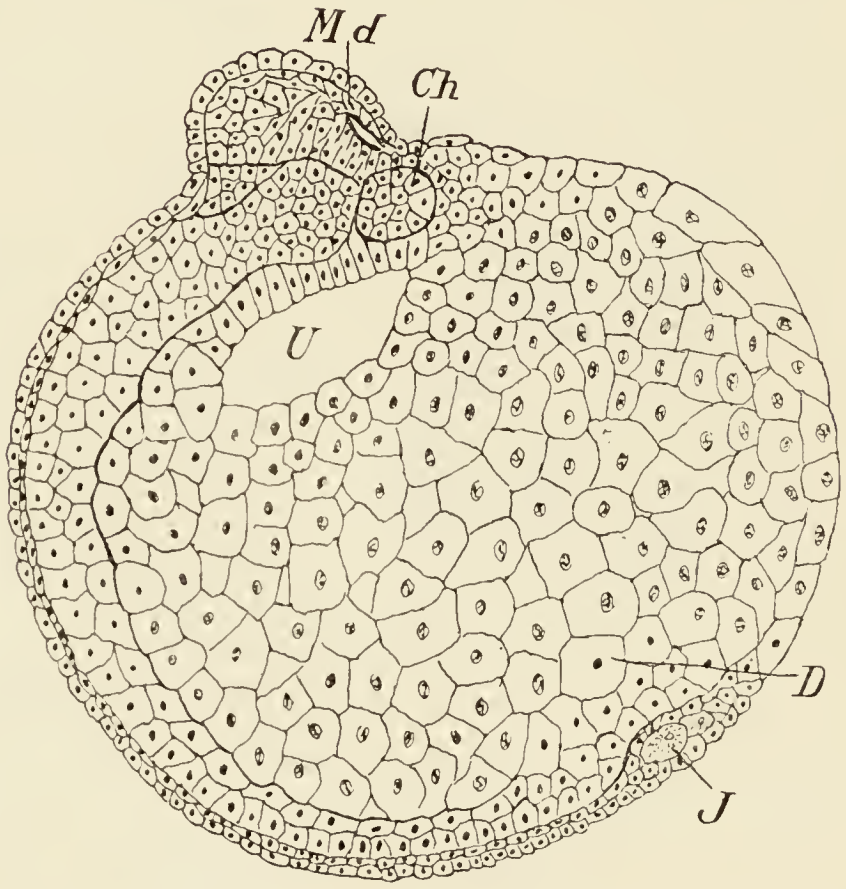


Semiblastula, durch Anstechen einer Furchungskugel des ersten Stadiums (vom Frosch) erhalten, nach Roux (Virchow's Archiv. Bd. 114). F Furchungshöhle, K Kerne, V Vakuolen in der operierten Furchungskugel.

sodass sie in ihrer Entwicklung beeinträchtigt wird, so furcht sich die unverletzte Kugel — unter günstigen Umständen — ungestört weiter und es kommt zunächst zur Bildung eines rechten oder linken Halbembryos. In Fig. 104 ist eine Halbblastula, in Fig. 105 ein weiter entwickelter Halbembryo dargestellt. Bei ersterer ist nur die rechte Seite in Zellen zerlegt; die linke ist eine ungefurchte Dottermasse mit einigen Kernen darin; bei dem weiter entwickelten Embryo, Fig. 105, ist nur links ein Medullarwulst sichtbar; auch

ist nur hier die Differenzierung in Keimblätter deutlich vollzogen, sowie das sogenannte Mesoderm gesondert (zwischen Ekto- und Entoderm). Unter günstigen Umständen geht aber hier nicht — wie bei den Ascidien — aus dem Halbembryo ein Monstrum hervor, sondern jener ist hier im Stande, sich zu einem ganzen, normalen Embryo zu ergänzen. Und dabei wird meistens das Material der zerstörten Dotterkugel mit verwendet: schon in Fig. 104 waren in derselben eine Anzahl von feinkörnigem Plasma umgebener Kerne

Fig. 105.



Querschnitt eines linken Hemiembryo, aus einem Froschei durch Anstechen einer der ersten Furchungskugeln erhalten, nach Roux a. a. O. U Urdarmhöhle, Ch Chorda (zur normalen Grösse angewachsen), Md Medullarwulst, D Dotterzellen. Die rechte Hälfte des Eies nachzelluliert. J jugendlich gebliebene Dotterzellen.

sichtbar. Diese können vom ursprünglichen Kern der angestochenen Furchungskugel — falls dieser nicht durch den Einstich getödtet wurde — herstammen oder sie können von der unbeschädigten Hälfte eingewandert sein. Während der weiteren Entwicklung erfolgt nun eine reichliche Vermehrung dieser Kerne und schliesslich findet eine Zerlegung in Zellen statt; dieses geschieht aber nicht gleichzeitig in der ganzen Ausdehnung der Furchungskugel, sondern der Vorgang fängt an der Grenze gegen die gesunde Eihälfte an und

schreitet von hier nach den entfernteren Theilen der verletzten Hälfte fort. Nach dieser Zerlegung in Zellen findet nun auch eine Zerlegung des Materials in Keimblätter statt und aus diesen bilden sich schliesslich die fehlenden Organhälften und Organe. In einigen Fällen konnte jedoch Roux beobachten, dass, wenn er bei ziemlich weit entwickelten Halbembryonen die Berührung der gesunden mit der verletzten Eihälfte zu lösen versuchte, die Ränder jener sich gegen einander wölbten und sich zuletzt vereinigten; in diesem Falle konnte eine Selbstergänzung der gesunden Eihälfte zu einem ganzen Embryo ohne Antheilnahme der verletzten Eihälfte an diesem Prozesse stattfinden. Letztgenannter Befund nähert sich den oben erwähnten Verhältnissen bei den Echinodermen.

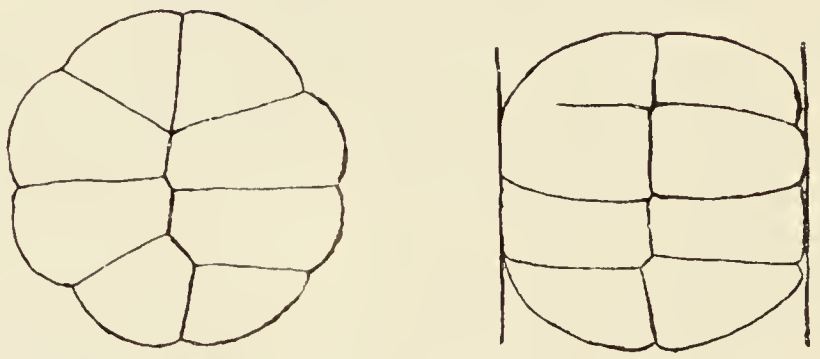
In ähnlicher Weise kann nach Roux durch Anstechen zweier Furchungskugeln auf dem zweiten Furchungsstadium ein Halbembryo herangezüchtet werden und zwar ein rechter oder linker, wenn die angestochenen Furchungskugeln auf derselben Seite der ersten Furche liegen, ein vorderer oder hinterer, wenn sie auf derselben Seite der zweiten Furche gelegen sind.

Wir haben für das Froschei die Darstellung von Roux zu Grunde gelegt, weil dieselbe auf eine grosse Anzahl von Experimenten gestützt erscheint und weil die Mehrzahl der Autoren (Pflüger, Morgan und Tsuda) mit ihm darin übereinstimmen, dass die erste Furche der späteren Medianebene entspricht. Dabei darf aber nicht unerwähnt bleiben, dass ein so bedeutender Forscher wie O. Hertwig in neuester Zeit durch Anstellung ähnlicher Experimente zu ganz anderen Ergebnissen gelangt ist, und demgemäss in Bezug auf dieses Objekt gegenwärtig eine grosse Unsicherheit herrscht. Nach Hertwig hat die erste Furche zur Medianebene des Embryos keine konstante Beziehung: bald kann jene dieser identisch sein, bald schräg und bald senkrecht zu ihr stehen. In Uebereinstimmung damit und mit seiner ganzen Auffassung wären demgemäss die von Roux beschriebenen Halbbildungen nur dadurch verursacht, dass die verletzte Furchungskugel der normalen Entwicklung des unverletzten Theils einen Widerstand entgegensetzt; auch werde die verletzte Furchungskugel nicht direkt für die Bildung von Organen verwendet, sondern nur als Nahrung verbraucht; die

Ergänzung der fehlenden Körpertheile finde nur mittels des Zellmaterials der gesunden, gefurchten Eihälfte statt.[7])

Durch Pressung der Eier zwischen Glasplatten oder durch Einsaugen derselben in enge Röhrchen hat man auch bei Amphibien (Fröschen und Tritonen) einen abnormen Verlauf der Furchung hervorbringen können. So liegen die in Fig. 106 A—B dargestellten Zellen des achtzelligen Stadiums alle in einer Schicht, während sie normalerweise in zwei Schichten von je vier Zellen angeordnet sind (Fig. 38, 3). Und aus solchen in abnormer Weise gefurchten Eiern gehen normale Embryonen hervor. Hierauf wurde übrigens schon bei einer früheren Gelegenheit verwiesen.

Fig. 106 A, B.



In abnormer Weise gefurchte Froscheier, A zwischen horizontal gestellten Glasplatten, B in einer engen Glasröhre komprimiert. Nach O. Hertwig (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42).

Endlich sei noch das merkwürdige Verhalten der Rippenquallen erwähnt. Auch hier können, wie bei den Echinodermen und Amphioxus, die ersten Furchungskugeln auseinander geschüttelt werden, und man hat beobachtet, dass dies Experiment hier oft von der Natur selbst im Grossen ausgeführt wird, nämlich durch den Wellenschlag bei stürmischem Wetter. Wird nun also eine der beiden ersten Furchungskugeln isoliert, so entsteht durch weitere Entwicklung derselben eine vollkommen typische Halbbildung: eine junge Rippenqualle, die statt acht Rippen, acht Meridionalgefässen und zwei Fangfäden nur vier Rippen, vier Meridionalgefässe und einen Fangfaden besitzt. Solche Halblarven sollen geschlechtsreif werden können und Eier ablegen; darnach sollen sie sich zur Metamorphose anschicken und sich zu einem vollständigen Thier ergänzen,

das mit der normalen Zahl aller Organe ausgerüstet ist (man vergl. hierzu das im Kapitel XV über die Dissogonie Gesagte).

Auf Grundlage der im Vorhergehenden aufgezählten Thatsachen haben sich zwei einander diametral gegenüberstehende Anschauungen über den Werth und die Bedeutung der Furchungskugeln für den Aufbau des Körpers entwickelt, welche beide allgemeine Geltung beanspruchen. Die eine dieser Ansichten wird namentlich von Driesch und O. Hertwig, die andere hauptsächlich von Roux vertreten. Roux' Anschauung wird von ihm selbst als Mosaiktheorie bezeichnet und fällt in vielen Punkten zusammen mit dem „Prinzip der organbildenden Keimbezirke" von His. Nach dieser Ansicht wäre jede Furchungskugel in allen Fällen prädestiniert, ganz bestimmte Theile zu bilden; durch die Furchung würde nämlich das Keimmaterial qualitativ halbiert und jede Furchungszelle arbeite gewissermaassen unabhängig von ihren Schwesterzellen, sodass, wenn z. B. eine der zwei ersten Furchungskugeln zerstört wird, die andere sich zunächst nur zu einer Halbbildung entwickle, welche sich erst sekundär ergänze; dieser letztere Vorgang wäre als eine Art Regeneration (Wiederherstellung verloren gegangener Körpertheile) zu betrachten, aber dadurch von der gewöhnlichen Regeneration verschieden, dass die zu ersetzenden Theile noch nicht vorhanden waren, weshalb jener Vorgang von Roux als Postgeneration unterschieden wird.[8]) Insofern wäre also die Bildung der Theile und Organe des Körpers aus den Furchungskugeln als eine Mosaikarbeit zu bezeichnen, als jeder der Furchungskugeln die Selbstdifferenzierungsfähigkeit innewohnt und jede sich auf eigene Hand zunächst zu einem bestimmten Körpertheil entwickeln kann. „Jede der beiden ersten Furchungszellen enthält alle wesentlichen, gestaltenden und differenzierenden Kräfte für die Anlage der halben Gehirnblasen, der Gehörbläschen und der dieser Entwicklungsstufe entsprechenden anderen Organe des Embryos in sich." Ferner: „da jede der beiden ersten Furchungszellen sich unabhängig von der anderen zu einer normalen seitlichen Körperhälfte zu entwickeln vermag, so ist anzunehmen, dass auch bei der normalen Entwicklung beider Körperhälften jedes der beiden

ersten Blastomere, d. h. der ganze Complex seiner Nachkommen sich unabhängig von dem Complexe der Nachkommen des anderen Blastomers entwickelt". Und: „die Entwicklung der Frosch-Gastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryos ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit und zwar aus mindestens vier vertikalen, sich selbstständig entwickelnden Stücken" (Roux). Diese Anschauung nimmt ihren Ausgangspunkt von Formen wie dem Frosch (nach Roux o. A.) und der Rippenqualle, wo zunächst nach Zerstörung einer der ersten Furchungskugeln eine deutliche Halbbildung entsteht; auch auf die Ascidien appliziert sie sich gut, weil hier im entsprechenden Falle Defekte entstehen, welchen wegen des hier sehr geringen Regenerations-(Postgenerations-)Vermögens nicht abgeholfen wird.

Die andere Auffassung, diejenige von Driesch und O. Hertwig, sieht in den Furchungskugeln ein gleichartiges Material und in der Weiterbildung derselben keine Mosaikarbeit; diese Lehre geht von Formen wie Amphioxus und den Echinodermen aus: hier würde durch Zerstörung einer der ersten Furchungszellen gewissermaassen ein neues Gleichgewichtsverhältniss hergestellt und die übrigbleibende Zelle schlüge gleich den neuen Weg der Entwicklung ein, um keine Halbbildung, sondern gleich oder fast gleich eine kleine Ganzbildung zu produzieren (nach Roux würde dies darauf beruhen, dass die Regeneration gleich oder sehr früh anfängt). Wie man sieht, ein Streit um Begriffe und Worte; die Thatsachen bleiben dieselben. Nach Driesch und Hertwig wäre die Weiterbildung der Furchungszellen durch gegenseitig sich regulierende Wechselbeziehungen derselben bedingt; würden diese Beziehungen aufgehoben, z. B. durch Zerstörung einer Furchungszelle, so resultiere aus den neuetablierten Beziehungen der Zellen zu einander und zum Ganzen eine andere Entwicklungsweise. Jede der 4 ersten Furchungszellen enthalte also potentiell die Anlage des ganzen Organismus. „Im Dotter sind keine für einen bestimmten Organtheil vorausbestimmten, qualitativ ungleichen Substanztheile (keine Leber-, Niere-, Retina-, Hautbildenden Stoffe) in bestimmter räumlicher Anordnung enthalten. Wenn es auch möglich wäre, die einzelnen Organe durch rückläufige Verfolgung des Entwicklungsprozesses auf bestimmte,

kleinste, im Eiraum angeordnete Theile der unbefruchteten oder befruchteten Eizelle zurückzuführen (jedes Spätere muss natürlich von etwas Vorausgegangenem herrühren), so würde dadurch für das causale Verständniss des Entwicklungsprozesses nicht das Geringste gewonnen sein. Denn die Inhaltstheilchen des Eiraums (der Keimscheibe z. B.), bei welchen wir zuletzt anlangen, sind ihren Eigenschaften nach nicht für ihre spätere Verwendung spezifiziert, da der Einhalt sich mit der Nadel durch einander rühren (Froschei beim Anstechen) und um erhebliche Bruchtheile verringern lässt (Frosch-, Seeigel-, Amphioxusei), trotzdem aber normal gebildete Embryonen liefert" (O. Hertwig).

Diese beiden Anschauungen, die von Roux und die von Driesch und Hertwig sind beide nach unserer Meinung in zu starre Formen gefasst. Wenn z. B. Roux sagt: „Bei den bilateralsymmetrischen Thieren entspricht eine der beiden Furchungsebenen der Medianebene des Embryos, resp. des erwachsenen Thieres" und: „Immer stehen die drei ersten Furchen in festen typischen Richtungsbeziehungen zu den drei Hauptrichtungen des künftigen Embryos", so sind diese Sätze nichts weniger als bewiesen. Wir wissen zwar, dass bei den Ascidien (und wahrscheinlich bei dem Frosch) die erste Furche der späteren Medianebene entspricht, dass beim Hühnchen dagegen eher die zweite Furche der Medianebene entspricht, und dass bei Meeresplanarien (Polycladen) die erste und zweite Furche unter etwa 45° die künftige Medianebene schneiden, indem eine der vier ersten Furchungszellen das Vorderende bezeichnet; ähnlich wie im letzteren Falle liegen die Verhältnisse bei Blutegeln (Clepsine); doch sind hier die Winkel, welche die Furchen mit der späteren Medianebene bilden, von sehr verschiedener Grösse, da die Furchungszellen von sehr ungleicher Grösse sind. Aber da schon in diesen Fällen so grosse Verschiedenheiten auftreten, wer könnte dann dafür einstehen, dass es nicht viele Formen giebt, bei welchen die Medianebene ganz ohne feste Beziehungen zu den ersten Furchen hergestellt wird? Wie würde uns z. B. der Beweis geliefert werden können, dass Beziehungen der ersten Furchen zu den späteren Hauptrichtungen des Körpers existieren bei den Süsswasserplanarien (Tricladen), deren Furchungszellen sich von einander loslösen und eine Zeit lang (während sie

sich weiter vermehren) als Amöben unter den Dotterzellen herumkriechen? Und wie würde Roux seinen Satz für die Insekten oder Spinnen begründen können[9]), um nur einige naheliegende Beispiele zu wählen? Oder für die Salpen? Auch für die Echinodermen ist die Existenz der erwähnten Beziehungen durchaus unbewiesen. Die Starrheit und der Dogmatismus der obigen, allgemein gefassten Sätze sind — beim gänzlichen Fehlen der Beweise für dieselben — ein guter Beleg dafür, dass wir noch in einer naturphilosophischen Periode leben und dass die Naturphilosophie ihren Einfluss selbst auf verdiente, experimentell arbeitende Forscher ausübt; dergleichen bei ihrer allgemeinen Fassung aus der Luft gegriffene Sätze gehören eben nicht in die experimentell arbeitende Forschung, sondern in die Naturphilosophie. Lässt sich nicht nachweisen, dass bei allen bilateralsymmetrischen Thieren bestimmte Beziehungen der ersten Furchen zu den späteren Hauptrichtungen des Körpers existieren, so kann schon desshalb die Mosaiktheorie in allgemeiner Fassung nicht aufrecht erhalten werden.

Aber auch die entgegenstehende Ansicht kann nicht in ihrer allgemeinen Fassung bestehen. Denn es ist zweifellos, dass in vielen Fällen schon die ersten Furchungszellen für bestimmte Zwecke spezifiziert werden. So wurde oben darauf hingewiesen, dass die zwei ersten Furchungszellen von Ascaris verschiedener Natur sind, was sich in der verschiedenen Weise offenbart, in welcher sich ihre Chromosomen bei den weiteren Theilungen benehmen (Fig. 70). Die eine Zelle ist nur für die Produktion von vegetativen (somatischen) Zellen, die andere sowohl für die Produktion solcher, wie auch der Geschlechtszellen bestimmt (schon Driesch hat auf diese seiner Lehre entgegenstehende Thatsache aufmerksam gemacht). Und auch bei stark inaequaler Furchung sind die ersten Zellen als Anlagen von ganz bestimmten (somatischen) Theilen zu betrachten. Beispielsweise: bei Säugethieren sind schon die zwei ersten Furchungskugeln von verschiedener Grösse und Beschaffenheit ihres Protoplasmas (die kleinere hat dunkleren Zellinhalt); aus der kleineren soll die innere Zellmasse, aus der grösseren die äussere Schicht der Keimblase hervorgehen. Ferner stellen bei Clepsine die vier Furchungszellen des zweiten Stadiums differente Anlagen dar: die

grösste enthält epidermoidale Theile, sowie Anlagen des Bauchstrangs und der Muskelplatten, aber kein Entoderm; die drei kleineren enthalten epidermoidale und entodermale Theile, aber produzieren nichts von dem Bauchstrang oder den Muskelplatten. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei vielen anderen Anneliden (Rhynchelmis nach Vejdovský, Nereis nach Wilson, v. Wistingshausen u. A.; bei letztgenannter Gattung findet sich eine sehr weitgediehene Spezifikation der Furchungszellen). Bei diesen Formen ist noch durch Experimente zu ermitteln, wie weit die Selbstergänzungsfähigkeit der einzelnen Furchungszellen geht. Endlich wurden oben die Ergebnisse Chabry's für die Ascidien besprochen: auch hier war ja eine Spezifikation der ersten Furchungszellen vorhanden und nur gewisse bestimmte Zellen waren im Stande, gewisse bestimmte Organe zu liefern; die Fähigkeit der Regeneration und Umbildung der Zellen war hier eine äusserst beschränkte.

Für Fälle, wie die zuletzt erwähnten, kann also der Satz, dass die Furchungszellen ein gleichartiges Material darstellen, das in beliebiger Weise durcheinander gewürfelt werden kann, ohne dass dies die weitere Entwicklung beeinflusst, keineswegs Geltung haben. Bei den Ascidien z. B. wird die Entwicklung der beiden ersten Furchungszellen durchaus nicht allein durch „sich regulierende Wechselbeziehungen", sondern auch durch ihre eigene Spezifikation bestimmt. Die Driesch-Hertwig'sche Auffassung kann also auch nicht allgemeine Gültigkeit beanspruchen. Dagegen sind diese Forscher, unserer Meinung nach, vollkommen im Recht, wenn sie die Lehre von den „qualitativ ungleichen Kernhalbierungen" als eine durch die vorliegenden Thatsachen nicht begründete Annahme zurückweisen.

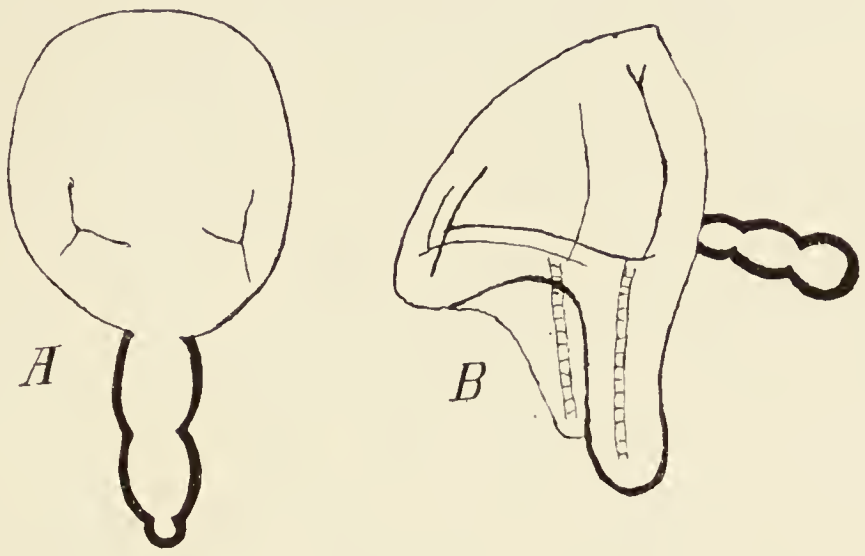
Ohne auf die Raisonnements einzugehen, welche auf gänzlich hypothetische Voraussetzungen — z. B. auf die Annahme eines besonderen Regenerationsplasmas oder des Sitzes der formbildenden Kräfte im Kerne allein — basiert sind, möchte ich Folgendes hervorheben. Bei jedem erwachsenen Thiere sind die verschiedenen Zellen für ganz spezifische Funktionen bestimmt ausgebildet, und wenn ihre Entwicklung vollendet ist, vermögen sie sich nicht in andere Formen und für andere Funktionen umzubilden. Eine Epidermiszelle z. B. verwandelt sich nicht in eine Bindegewebszelle, eine

Nervenzelle nicht in eine Drüsenzelle. Bei der Regeneration verloren gegangener Theile werden nach den Ergebnissen der neueren Untersuchungen die verschiedenen Gewebe des betreffenden Theiles nur von übrig gebliebenen Elementen der entsprechenden Gewebe produziert. Epidermis bringt nur wieder Epidermis oder Epidermisderivate hervor, Bindegewebe liefert nur Bindesubstanzen; kurz, Gleiches bringt Gleiches zur Entwicklung (vergl. das Kapitel über Regeneration.) Dass nun diese Spezifikation der Zellen sich bei verschiedenen Formen zu einem verschiedenen Zeitpunkt, früher oder später während der Entwicklung geltend machen kann, darf nach alledém, was wir sonst über zeitliche Verschiebung in der Entstehung von Organen und Geweben wissen, nicht wunderlich erscheinen. In dem einen Fall (z. B. bei Amphioxus) sind die ersten Furchungszellen undifferenziert, enthalten potentiell noch dieselben Anlagen wie das ganze Ei; in anderen Fällen (z. B. bei Ascidien und Säugethieren) sind schon die Zellkörper der beiden ersten Furchungszellen mit verschiedenen Eigenschaften ausgestattet, sodass die eine nicht ganz im Stande ist, die andere zu ersetzen und einen ganzen Embryo hervorzubringen (ich nehme dies hypothetisch auch für die Säugethiere an, wegen der chemischen Verschiedenheit der beiden ersten Furchungszellen.) Die Erscheinungen der lebenden Natur sind eben mannigfaltig und die Entwicklung aller Thiere lässt sich nicht in ein nur aus zwei oder drei Formen hergeleitetes Schema hineinzwingen.[10])

Es sei an dieser Stelle noch einiger Abänderungen des normalen Verlaufs der Bildung gewisser Organe und Organtheile gedacht, welche man durch Einwirkung gewisser äusserer Agentien auf thierische Eier hervorrufen konnte (die Versuche wurden hauptsächlich an Seeigeleiern angestellt). So gelang es Driesch durch Züchtung von Seeigeleiern 18 Stunden lang bei 30° C „Exogastrulae“ darzustellen, aus welchen sich weiterhin darmlose Larven („Anenteria“ Roux) entwickelten. In Fig. 107 A ist eine Exogastrula abgebildet; anstatt sich einzustülpen, hat sich die Urdarmanlage äusserlich durch eine Einschnürung von dem übrigen Theil des

Larvenkörpers abgesetzt. Noch bei den aus diesen Exogastrulae hervorgehenden Pluteuslarven (Fig. 107 B) hängt der Urdarm dem Körper äusserlich an und wird schliesslich rückgebildet; trotz-

Fig. 107 A, B.

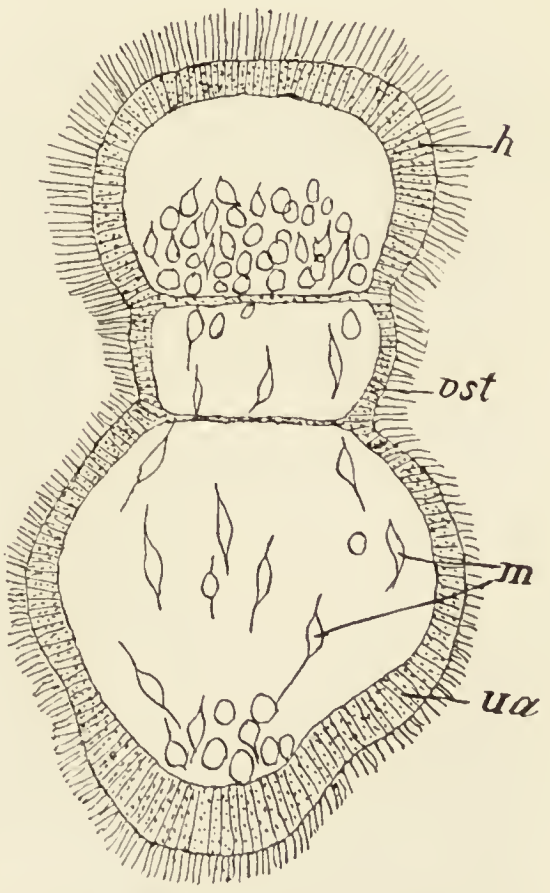


A Exogastrula, B darmlose, junge Pluteuslarve eines Seeigels, durch Einwirkung von Wärme erhalten, nach Driesch (Mitth. zool. Station Neapel. Bd. 11). Den beiden Larven hängt der Urdarm aussen an; im Inneren ist das Kalkskelett sichtbar.

dem aber entsteht in gewöhnlicher Weise eine Ektodermeinstülpung als Anlage des Vorderdarms.

Aehnliche abnorme Entwicklungsformen gelang es C. Herbst durch Beisetzung von Lithiumsalzen zum Meerwasser, worin die Eier lagen, hervorzubringen. Auch in diesem Falle bilden sich Exogastrulae. Dabei ist aber zugleich folgender merkwürdige Umstand zu verzeichnen: je länger die Larven im Lithium-Seewasser waren, desto mehr Zellen nahmen den Charakter von Entodermzellen an, desto grösser wurde der Urdarmabschnitt. Z. B. ist bei der in Fig. 108 abgebildeten Larve der Urdarmabschnitt grösser, als der Ektodermalabschnitt. An jenem macht sich eine Einschnürung bemerkbar, wodurch er in ein Hauptstück und in ein Verbindungs-

Fig. 108.



Seeigellarve, in einem Gemisch von Seewasser und Chlorlithiumlösung erzogen, nach C. Herbst (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55). m Mesenchymzellen, ua Urdarmabschnitt, h Hautabschnitt, vst Verbindungsstück. Die Larve war 5 Tage alt.

stück getheilt wird, dem Magen, resp. Darm der normalen Larve entsprechend. Die Bildung der Exogastrulae geschieht wahrscheinlich in Folge von Aenderungen in den osmotischen Vorgängen nach Zusetzen von Lithiumsalzen zu dem Seewasser (Herbst).

Durch Beimischen verschiedener Salze (Chlorkalium, Jodkalium u. A.) zu dem die Eier enthaltenden Seewasser oder durch Ausfällung einer relativ sehr geringen Kalkmenge aus demselben durch Natriumoxalat kann die Bildung der Kalknadeln bei den Seeigellarven beeinträchtigt oder ganz aufgehoben werden. Das Fehlen der Kalknadel übt wiederum Einfluss auf die Form der sonst normal gebauten Larve aus: es werden keine Pluteusarme gebildet. Wahrscheinlich üben die Kalknadeln einen Reiz auf die in ihrer Nähe gelegenen Ektodermzellen aus und veranlassen diese zu stärkerem Wachsthum und lebhafteren Theilungen, was die Bildung der Arme zur Folge hat. Unterbleibt dieser Reiz, so entstehen keine Arme.[11]).

Anmerkungen

1) Driesch sagt: „Es wäre seltsam, wenn sich, was die „somatischen Zellen“ angeht, das eine Thier (Frosch) so fundamental anders verhielte, als das andere (Seeigel).“ Und ähnliche Verallgemeinerungen finden sich bei Roux und sind oben im Text citiert. Die Verschiedenheiten sind eben gar nicht so fundamental; aber sie ganz eliminieren zu wollen, wenn sie wirklich da sind, geht nicht an.

2) Die Pluteuslarven zeichnen sich durch lange, durch Kalkstäbchen gestützte Arme aus, auf welche hinaus sich ein Wimperband fortsetzt. Sie haben einen in drei Abschnitte gegliederten Darm: einen vom Ektoderm gebildeten Vorderdarm (Schlund) und zwei vom Entoderm gebildete Abschnitte: Magen und Enddarm. Abbildungen dieser Larven finden sich in jedem Lehrbuch der Zoologie.

3) Bei Regenwürmern (Allolobophora trapezoides) sollen nach Vejdovský während der heissen Jahreszeit eine viel grössere Anzahl von Zwillingen (durch eine besondere „Doppelfurchung“) gebildet werden, als während der kalten Saison. Die Zwillinge können hier sehr verschiedene Stellungen zu einander einnehmen. Nach Loeb (Pflüger's Archiv Bd. 55, 1894) sollen bei Seeigeln (Arbacia) Zwillinge entstehen, wenn man die eben befruchteten, noch nicht gefurchten Eier in Seewasser bringt, das mit demselben Volumen destillierten Wassers verdünnt wurde. Die Membran platzt und ein Theil des Protoplasmas tritt aus, bleibt aber mit dem zurückbleibenden Theil in Verbindung und jeder dieser Theile kann sich nun zu einem Embryo entwickeln, wenn sie wieder in normales Seewasser gebracht werden. — Kürzlich gelang es O. Schultze

(Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. I, 2. 1894) Doppelmissbildungen zu züchten aus Froscheiern, welche längere Zeit in Zwangslage mit dem weissen Pol nach unten gehalten wurden. — Während in solchen Fällen zwei Embryonen oder Doppelbildungen aus einem Ei hervorgehen, giebt es auch Fälle (bei Medusen) wo (als häufiger oder normaler Vorgang) mehrere Larven mit einander zu einem lebens- und entwicklungsfähigen Organismus verschmelzen (Metschnikoff).

4) Fiedler giebt an, vielleicht noch zwei „Halbgastrulae" beobachtet zu haben; hierüber fehlen aber noch nähere Angaben.

5) Driesch selbst konnte nicht sicher feststellen, ob der Mikromerenpol oder der ihm gegenüber liegende Pol der Ort der Entodermeinstülpung ist.

6) In Bezug auf die Beurtheilung der Angaben Chabry's stehe ich ganz auf der Seite Roux's und Barfurth's und meine, dass eine Auslegung seiner Angaben, wie sie Driesch und O. Hertwig geben, nicht zulässig ist.

7) Nach einem sehr kurz gehaltenen Referat im Zool. Anzeiger scheint es, dass v. Ebner in einer mir nicht zugänglichen Arbeit (Festschr. f. Rollett, 1893) zu ähnlichen Ergebnissen wie Hertwig gelangt ist.

8) Roux fasst die Re- und Postgeneration als indirekte Entwicklung zusammen im Gegensatz zur „direkten, primären Entwicklung" der Eizelle. Die Ausdrücke direkte und indirekte Entwicklung sind aber hier nicht glücklich gewählt, da direkte Entwicklung nach altem Sprachgebrauch den Gegensatz zur Entwicklung mittels Metamorphose bezeichnet.

9) Bei der Furchung der Cephalopoden macht sich früh eine deutlich bilaterale Anordnung der Zellen bemerkbar; dieselbe verschwindet aber später eine Zeit lang vollständig und es ist bis jetzt nicht gelungen, positiv nachzuweisen, dass die primäre Symmetrieebene der definitiven entspricht.

10) Unter den zahlreichen Schriften von Roux heben wir folgende hervor: Beitr. z. Entwicklungsmechanik, I. Zeitschr. f. Biol. Bd. 21, 1885; ferner Virchow's Archiv, Bd. 114, 1888; Archiv f. mikr. Anat., Bd. 29, 1887; Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Wien, 1892. — Man vergl. ferner: Driesch, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53 u. 55, 1891—1892, sowie Mitth. a. d. zool. Stat. Neapel, Bd. 11, 1893. — Chabry, Journ. de l'anat. et de la phys. Tom. 23, 1887. — Wilson, Journ. of Morphol., Vol. 8, 1893. — O. Hertwig, Archiv f. mikr. Anat., Bd. 39 u. 42, sowie Zeit- und Streitfragen d. Biologie, Heft 1. — Morgan, Anat. Anzeiger, 1893. — Derselbe und Tsuda, Journ. of micr. sc. N. S., Vol. 35, 1894. — Fiedler, Festschr. f. Kölliker und Nägeli, Zürich 1891. — Nach einer während der Korrektur erschienenen Mittheilung von Zoja (Anat. Anz. Bd. 10. 1894) soll bei einigen Medusen sogar eine isolierte Zelle des 16-zelligen Stadiums sich zu einer ganzen Zwerglarve entwickeln können.

11) Vergl. C. Herbst, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 55, 1892, sowie Mitth. a. d. zool. Stat. Neapel, Bd. 11, 1893. — Driesch, ibid. — Pouchet und Chabry, Comptes rendus de la soc. de Biol., 12 janvier 1889.

XIV

Resorption und Regeneration von Geweben und Organen — Physiologische und pathologische Regeneration — Ungeschlechtliche Vermehrung durch Theilung

Die Lebensdauer der geweblichen Elemente, der Zellen in den thierischen Individuen ist eine äusserst verschiedene, je nach dem Gewebe, welchem sie angehören. Für einige Elemente muss angenommen werden, dass sie eine fast ebenso lange Lebensdauer, wie das Individuum selbst haben; so z. B. für die Nerven- oder Ganglienzellen; es ist wenigstens aus verschiedenen Gründen schwer, sich ein fortwährendes Zugrundegehen und Ersetzen derselben vorzustellen; auch liegt in der Litteratur nichts Sicheres über solche Vorgänge vor. Dessgleichen scheinen die Zellen des Bindegewebes nur in untergeordnetem Maasstabe zu Grunde zu gehen, resp. neugebildet zu werden. Aber andere Gewebe verhalten sich ganz anders, so z. B. die Epithelien, jedenfalls die mehrschichtigen. Dieselben zeigen ja in ihren verschiedenen Schichten verschiedenen Charakter; die tieferen sind aus jugendlichen, vermehrungsfähigen Zellen zusammengesetzt, während die Zellen der oberen Schichten absterben, verhornen und abgestossen werden. Es ist leicht an Schnitten z. B. durch die Haut irgend eines Wirbelthieres (ausgenommen des Amphioxus) sich hiervon zu überzeugen: in den unteren Schichten findet man zahlreiche Mitosen, in den oberen werden die Kerne undeutlich oder verschwinden gänzlich. Ebenso haben die Elemente des Blutes, sowohl die weissen, wie die rothen Blutkörperchen, eine sehr begrenzte Lebensdauer; sie gehen fortwährend in grosser Anzahl unter und werden durch neue ersetzt, die in den sogen. Blutgefässdrüsen (Lymphdrüsen, Milz) und im Knochenmark gebildet werden; hier

sind embryonale, jugendliche, vermehrungsfähige Elemente vorhanden. Auch im Muskelgewebe findet normaler Weise eine Rückbildung und Neubildung zelliger Elemente, im Knochengewebe fortwährend eine Resorption und Neubildung statt.

Ein solches normaler Weise vor sich gehendes Absterben von Gewebselementen im Körper und ein Ersetzen derselben durch jugendlich gebliebene Elemente nennt man physiologische Regeneration. Dieselbe geht immer von ganz bestimmten Quellen aus, in der Weise, dass jedes Gewebe sich selbst erneuert; die Neubildung von Muskelzellen geschieht durch schon vorhandene Muskelzellen, die tieferen Epithelschichten regenerieren die oberflächlichen; die neugebildeten Blutzellen haben denselben Ursprung wie die älteren Generationen derselben und das Gleiche gilt von den Knochenzellen; die in den neu abgesetzten Knochenschichten vorhandenen Zellen haben gleiche Abstammung, wie die früher vorhandenen, nämlich von dem Periost (der Schicht der Osteoblasten).

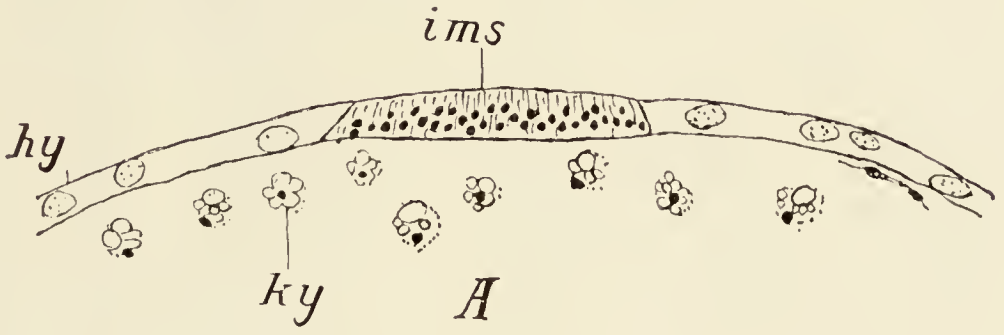
Bei einigen sich mittelst Metamorphose entwickelnden Thieren nehmen solche physiologische Regenerationen in bestimmten Entwicklungsperioden ganz gewaltige Dimensionen an, in der Weise, dass eine Resorption ganzer Organe oder Organtheile der Larve stattfindet, während die Organe des erwachsenen Thieres sich aus in der Larve ganz kleinen Theilen hervorbilden, welche bis dahin einen embryonalen Charakter bewahrt hatten. So wird bei den Echinodermen, z. B. bei den Seeigeln, der weitaus grösste Theil des Larvenkörpers: die Larvenhaut, ein grosser Theil des Bindegewebes mit dem Larvenskelett nach und nach ausserhalb des sich entwickelnden Seeigelkörpers durch „Mesenchymzellen oder Phagocyten“ resorbiert; eine neue Haut hat sich vorher aus einer an der rechten Seite entstehenden Einstülpung der Larvenhaut innerhalb derselben angelegt und umwächst den Darm der Larve, nimmt ihn in sich auf. Auch bei sich mittelst Metamorphose entwickelnden Schnurwürmern (Nemertinen) bildet sich um den Darm eine neue Haut aus vier (zwei vorderen und zwei hinteren) Einstülpungen der Larvenhaut, welche sich von dieser abschnüren und miteinander verwachsen; die Larvenhaut wird hier einfach abgeworfen. Aehnliche Vorgänge treffen wir bei den sich in Cocons entwickelnden Larven

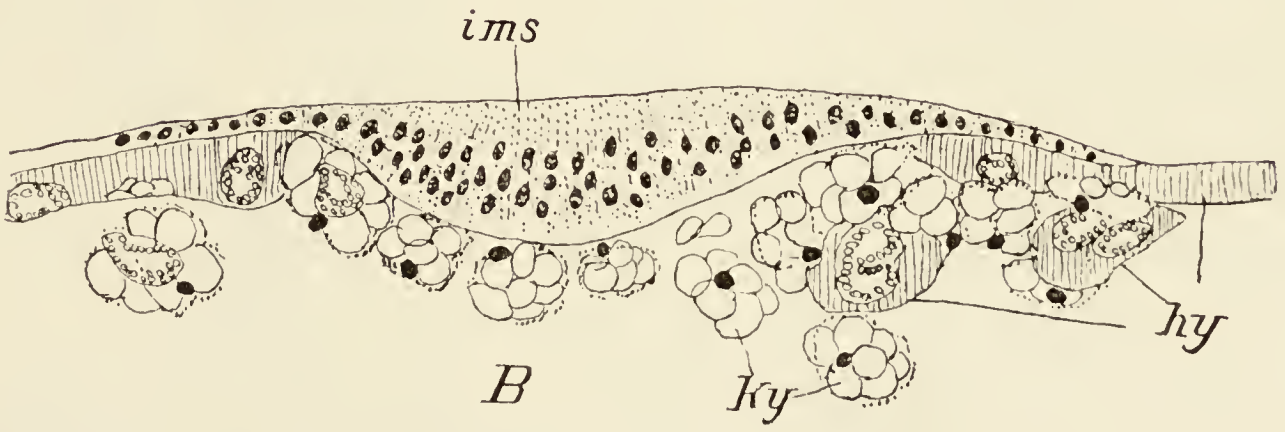
der Kieferegel: die primitive Haut (Epidermis und darunter liegende Muskeln) geht ausserhalb des Blutegelkörpers zu Grunde, wird abgeworfen oder resorbiert, während sich eine neue Haut aus dem Keimstreifen entwickelt; auch die während einer grösseren Periode des Coconlebens mächtig herangewachsenen Urnieren werden von Phagocyten resorbiert, während die definitiven Excretionsorgane sich im Keimstreifen neu bilden. Alle diese Vorgänge beruhen darauf, dass die Lebensweise der Larve von jener des erwachsenen Thieres total verschieden ist, und dass jene ziemlich schnell in diese überführt werden soll. Viele Theile, die für die Lebensweise der Larve sich nützlich und zweckmässig erwiesen, sind nun als unbrauchbar zu eliminieren, während den neuen Anforderungen entsprechende Organe geschaffen werden müssen; desshalb die schnell und in grossem Maassstabe auftretenden Resorptionen und Regenerationen.

Die grossartigsten derartigen Zerstörungen und Wiederherstellungen von Organen bei der normalen Entwicklung finden wir aber bei den Fliegen während des Puppenzustandes, der den Uebergang von der Organisation der Larve zu derjenigen des fertigen Insektes (Imago) vermittelt. Der allergrösste Theil sämmtlicher Organe und Gewebe der Larve wird — da sie für bestimmte Zwecke in der Oekonomie der Larve ausgebildet waren und einer Umbildung in einen für die Imago verwendbaren Zustand unfähig sind — vollkommen zerstört, während Zellkomplexe, die bei der Larve nicht zur Verwendung gekommen und embryonal geblieben waren, nunmehr zur weiteren Entwicklung gelangen und sich zu Geweben und Organen der Imago ausbilden. Die Zerstörung, die Resorption der bei der Verwandlung unbrauchbar gewordenen Theile wird von den amöboid beweglichen Blutkörperchen (Phagocyten) besorgt: dieselben kriechen überall herum und dringen in die verschiedenen Gewebe ein, um die Elemente derselben geradezu aufzufressen. Sie füllen sich mit Protoplasma und Kernfragmenten derselben an und werden dabei zu den sogenannten Körnchenkugeln (Fig. 109 k y). So fressen sie fast die ganze Epidermis (Hypodermis), fast die ganze Muskulatur und den ganzen Darmkanal, sowie das Tracheensystem und den Fettkörper der Larve auf. Die Neubildung der Epidermis geschieht von bestimmten, schon bei der Larve erkennbaren, scharf

umschriebenen Stellen aus, welche als Imaginalscheiben bezeichnet werden. In den Imaginalscheiben haben die Zellen einen ganz anderen Charakter, als sonst in der Epidermis: hier sind die Zellen gross und die Kerne liegen weit auseinander; in den Imaginalscheiben jedoch sind die Zellen klein und cylindrisch, die Kerne dicht gestellt (vergl. Fig. 109 A). In jedem Thoracal- und Abdominalsegment finden sich vier solche Imaginalscheiben; im Kopf liegen ähnliche, aber kompliziertere Verhältnisse vor, auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Wenn die Verwandlung an-

Fig. 109 A, B.





Jüngeres (A) und älteres (B) Stadium einer abdominalen Imaginalscheibe (ims) und ihrer Umgebung. hy Hypodermis der Larve, ky Phagocyten, in B im Begriff die alte Hypodermis zu zerstören. Nach Kowalevsky (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45).

geht, wachsen die Imaginalscheiben stark und fangen an, sich mit ihren Randtheilen über die benachbarten Theile der Larvenepidermis auszubreiten (Fig. 109 B); die derartig überwachsenen Zellen werden bald von den Phagocyten resorbiert. Indem sich die Imaginalscheiben allseitig ausbreiten, verwachsen sie schliesslich miteinander und es wird eine kontinuierliche, neue Epidermis hergestellt. Die Muskulatur der Imago bildet sich aus an der Innenseite der Imaginalscheiben gelegenen Zellgruppen; in dem Darmkanal giebt es

Fig. 110.

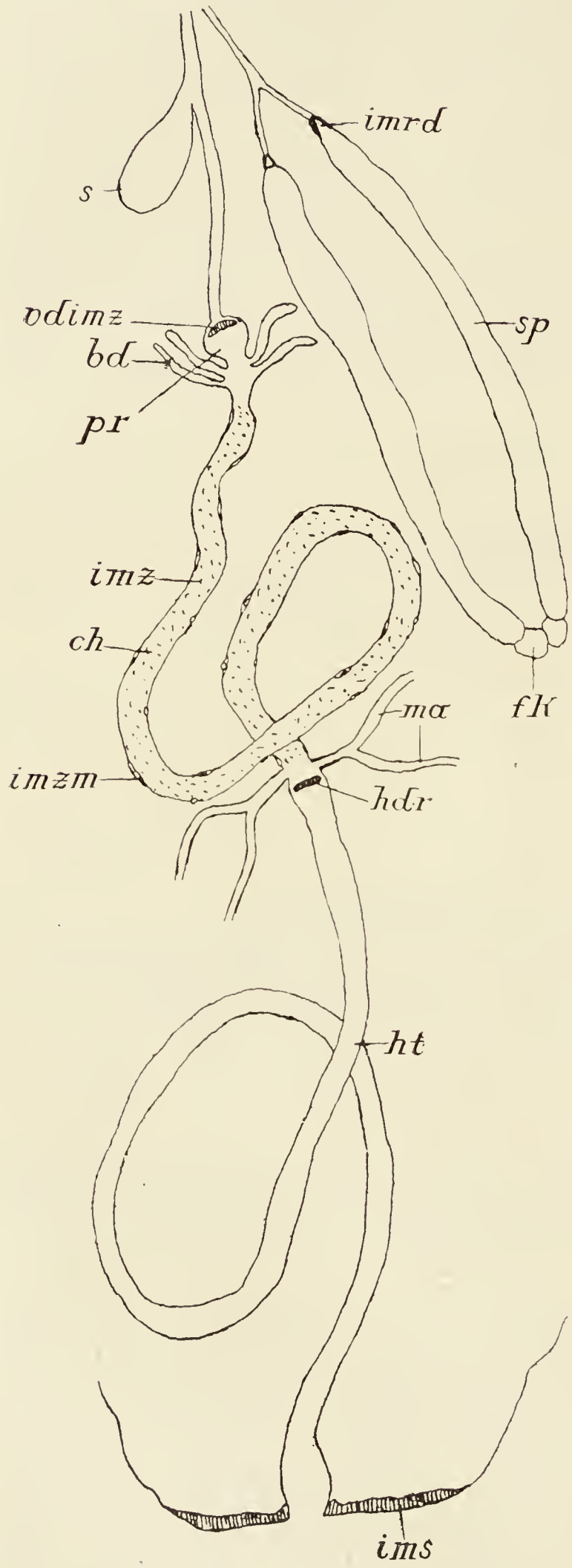
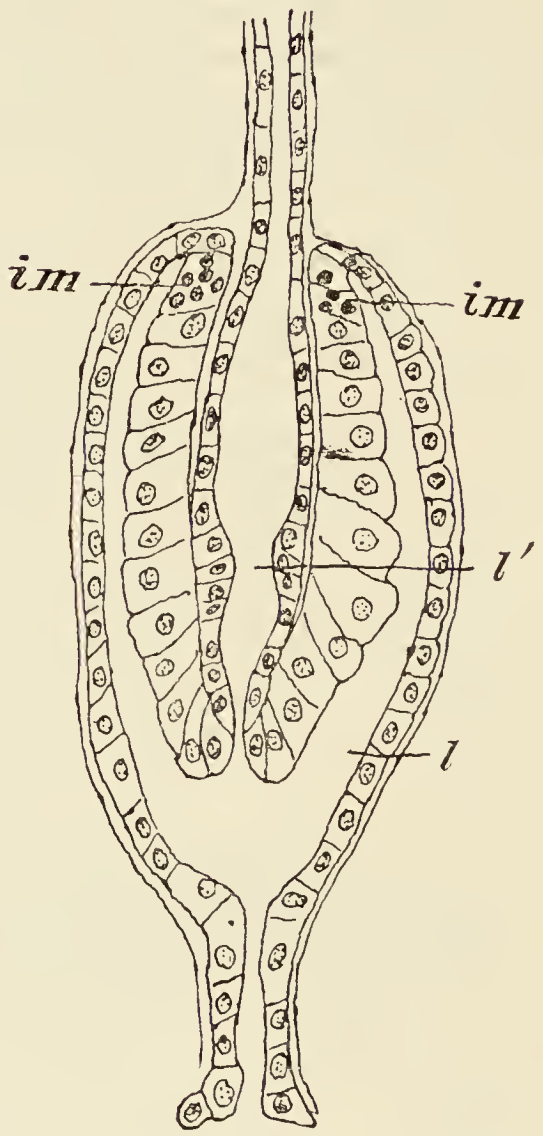


Fig. 111.



Längsschnitt des Proventriculus und der in ihn hineinragenden Speiseröhre einer Fliegenlarve: l Lumen von ersterer, l^1 von letzterer. im Imaginalring des Vorderdarms. Nach Kowalevsky a. a. O.

Verdauungstractus einer Fliegenlarve nach Kowalevsky a. a. O. s Saugmagen, pr Proventriculus, ch Chylusmagen (Mitteldarm), bd Blindschläuche an seinem Vorderrande, ma Malpighi'sche Gefässe, ht Hinterdarm, sp Speicheldrüsen, fk dieselben verbindende Fettkörpertheile, vdimz Vorderdarmimaginalring, hdr Hinterdarmimaginalring, imz Imaginalzellen des Mitteldarmepithels, imzm diejenigen der Mitteldarmmuscularis, ims hinterste Imaginalscheibe des Abdomens, imrd Imaginalringe der Speicheldrüsen.

verschiedene Stellen, wo das Epithel indifferent, kleinzellig geblieben ist und zur Bildung des Imagodarmtraktus bestimmt ist. So findet sich ein vorderer Imaginalring im Proventriculus und ein hinterer dicht hinter der Ursprungsstelle der Malpighi'schen Gefässe (Fig. 110 u. 111); dieselben produzieren den ganzen vorderen, resp. hinteren Abschnitt des Imagodarmkanals. Im Mitteldarm oder Chylusdarm (dem entodermalen Abschnitt) kommt kein solcher einfacher Ring oder Scheibe vor, sondern zerstreute, inselförmige Zellgruppen regenerieren das Darmepithel; auch giebt es besondere, äusserlich am Mitteldarm gelegene Zellgruppen, die Imaginalzellen der Muscularis des Darmes sind; jene regenerieren diese, während die Muscularis des Larvendarms zerstört wird (Fig. 110).

Es giebt also hier eine schnell verlaufende physiologische Regeneration der meisten Gewebe und Organe des Körpers und zwar findet die Regeneration jedes Gebildes auf Grundlage ihm selbst angehöriger Theile statt. Es ist in dieser Hinsicht charakteristisch, dass jeder der genetisch verschiedenen Theile das Darmkanals einen besonderen Regenerationsherd hat. Die das Muskelsystem der Imago bildenden Zellgruppen sind wohl embryonal gebliebene Theile der Muskelplatten, und die äusseren Imaginalscheiben sind ja nur Theile der Epidermis. Nur die Anlagen des Genitalsystems und des Centralnervensystems werden direkt in den Imagozustand überführt, ohne dass bedeutendere Zerstörungen dabei vorkommen; doch sind hierüber — über die Umbildungsvorgänge — noch genauere Untersuchungen anzustellen. Ein grosser Theil der während des Puppenzustandes so thätigen Phagocyten geht schliesslich auch zu Grunde.

Auch bei den Wirbelthieren werden viele unbrauchbar gewordene Theile während der Entwicklung durch Phagocyten aufgefressen und fortgeschafft. Z. B. bei der Verwandlung der Froschlarven ist dies sehr deutlich im Schwanz zu beobachten; doch soll die Resorption nicht allein auf der Thätigkeit der Phagocyten beruhen.

Neben der im thierischen Körper normaler Weise sich abspielenden Regeneration giebt es auch eine bei Verletzungen und Verstümmelungen eintretende „pathologische Regeneration“. Schon bei den einzelligen Organismen lässt sich dieselbe leicht nachweisen. Grössere Infusorien z. B. kann man durch feine Nadeln zerschneiden und die Theilstücke bleiben — wenn sie nicht allzu klein sind — längere Zeit lebend und beweglich und die Wunde schliesst sich; jedoch sind sie nur fähig zu assimilieren und verloren gegangene Theile neu zu bilden, wenn sie Protoplasma und einen Kern oder ein Kernfragment enthalten. So wenig ein isolierter Kern im Stande ist, sich zu einem ganzen Individuum zu entwickeln, ebenso wenig vermag dies ein Stück Protoplasma ohne Kern. Enthalten dagegen die Theilstücke einen Kern und eine hinreichende Masse Protoplasma, so bilden sie die verloren gegangenen Theile — z. B. die adorale Wimperzone, die kontraktile Blase u. a. — an richtiger Stelle neu und wachsen unter günstigen Ernährungsverhältnissen bald zu normaler Grösse an. Aus diesen Versuchen geht hervor, dass Kern und Protoplasma nur vereint lebensfähig sind (Nussbaum).

Was die pathologische Regeneration bei den mehrzelligen Organismen betrifft, so zeigen sich bei derselben ähnliche Verhältnisse, wie bei der physiologischen, namentlich in der Hinsicht, als ein Gewebe sich nicht beliebig in ein anderes umwandeln kann, sondern die Neubildung der Gewebe in gesetzmässiger Weise von den vorhandenen Geweben ausgeht. Meistens können die Gewebe nur von den vorhandenen Resten desselben Gewebes oder jedenfalls nur von dem Grundgewebe, das jenem Ursprung gab, neu gebildet werden (hierüber Weiteres unten). Die Fähigkeit der Regeneration verloren gegangener Theile ist aber bei verschiedenen Thierformen in sehr verschiedenem Grade entwickelt und im Allgemeinen gilt der Satz, dass bei niederen, weniger differenzierten Formen die Regenerationsfähigkeit eine besonders grosse ist; bei höheren, reich differenzierten Thieren wird sie immer beschränkter. Einige Beispiele mögen dies erläutern. Beim Süsswasserpolypen (Hydra) ist die Regenerationsfähigkeit so gross, dass ganz kleine Stücke sich zu vollkommenen Polypen ergänzen können. Nicht nur konnte man einen

Polypen längstheilen, einen Querring aus dem Körper ausschneiden und dann die Theilstücke zu vollständigen Polypen heranzüchten; auch kleine aus dem isolierten Querring herausgeschnittene Stücke ergänzten sich wieder zu ganzen Thieren, und es gelang einigen Beobachtern, aus isolierten Tentakeln ganze Thiere entstehen zu sehen (umgekehrt kann man auch mehrere Thiere zum Verschmelzen zu einem Individuum bringen). Bei dieser Regeneration liefert immer nur das vorhandene Ektoderm neues Ektoderm, das vorhandene Entoderm neues Entoderm. In früherer Zeit glaubte man, man könne — indem man einen Polypen umstülpte — Ektoderm in Entoderm und umgekehrt Entoderm in Ektoderm verwandeln; allerdings können die umgestülpten Polypen am Leben bleiben; die neueren Untersuchungen haben aber festgestellt, dass keine Umwandlung. sondern nur eine Umlagerung der Schichten stattfindet, indem das Ektoderm sich nach und nach wieder über das Entoderm hinausschiebt; es findet eine Umkrempelung des ganzen Polypen statt. Also Ektoderm kann sich nach dem, was wir bis jetzt wissen, keineswegs in Entoderm umwandeln, ebenso wenig wie das Umgekehrte geschieht.[1]) Dasselbe gilt von den Keimblättern der Embryonen höherer Thiere: wenn fertig gebildet, vermögen sie nicht, sich gegenseitig zu ersetzen.

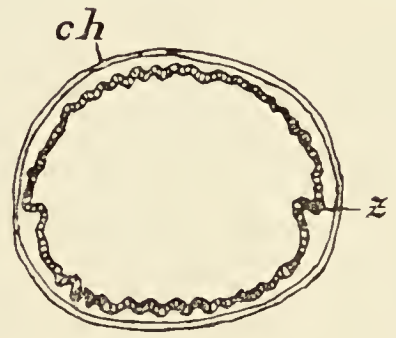
Auch bei vielen Würmern ist die Regenerationsfähigkeit eine ausserordentlich grosse. So vor Allem bei Turbellarien und Anneliden. Bei Ersteren können in ähnlicher Weise wie bei Polypen kleine, aus dem Körper herausgeschnittene Stücke sich zu ganzen Thieren ergänzen; die Vorgänge bei der Neubildung sind wohl dieselben, wie bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (vergl. unten). Bei vielen Anneliden, z. B. bei Regenwürmern, können aus einem in eine vordere und eine hintere Hälfte zerschnittenen Individuum zwei ganze Würmer hervorgehen, indem das vordere Stück ein neues Hinterende, das hintere ein neues Vorderende reproduziert; also können grosse Parthien des Nervensystems (sowohl Gehirn, als grosse Strecken des Bauchstrangs) und des Verdauungskanals, sowie die Geschlechtszellen neugebildet werden. Andere Anneliden sind dagegen sehr wenig regenerationsfähig, z. B. die Blutegel; dieses hängt wohl damit zusammen, dass diese Thiere einen sehr speziali-

sierten Bautypus repräsentieren. Die Vorgänge bei dem Wiederaufbau der fehlenden Theile sind wohl auch bei Anneliden dieselben, wie bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dieser Thiere, die man besser kennt. Bei Lumbriculus gehen bei der Regeneration des hinteren Körpertheils (nach der Theilung) aus der Epidermis die Oberhaut, sowie das Nervensystem und die Borstensäcke der neu zu bildenden Segmente hervor; aus dem alten Darmepithel (Entoderm) regeneriert sich der grösste Theil des Darms und endlich sollen grössere, im Peritoneum gelegene Zellen den Muskeln, Dissepimenten und anderen Theilen Ursprung geben. In der Hauptsache wiederholen sich also die Vorgänge der Embryonalentwicklung, sodass die verschiedenen Theile sich auf dieselben Primitivanlagen wie beim Embryo zurückführen lassen: auf die Epidermis (Ektoderm), auf das Darmepithel (Entoderm) und auf das Peritoneum (Muskelplatten). Hier ist jede dieser Anlagen beim erwachsenen Thiere also nicht nur im Stande, gleiches Gewebe zu erzeugen, sondern z. B. das ektodermale Epithel kann Nervengewebe aus sich hervorgehen lassen; doch sind die Leistungen jedes der drei Grundgewebe auf die Produktion von ganz bestimmten Theilen beschränkt.

Bei vielen Echinodermen geht die Regenerationsfähigkeit ebenfalls sehr weit: ein einzelner Arm eines Seesternes kann unter Umständen die ganze Scheibe und die vier übrigen Arme neubilden; einige Holothurien stossen nach Semper's Beobachtungen in Gefangenschaft fast den ganzen Darmkanal mit Geschlechtsorganen, Gefässen und „Wasserlungen“ aus und vermögen sich darnach sehr wohl zu regenerieren (eine Untersuchung der histologischen Vorgänge dabei wäre sehr erwünscht.) — Bei den höheren Thieren ist die Regenerationsfähigkeit weit beschränkter. So können bei den Arthropoden nur periphere Theile (Gliedmaassen oder andere Anhangsgebilde) ersetzt werden; der Stamm des Körpers aber wird, wenn in mehrere Theile zerlegt, wohl kaum bei irgend einem Arthropoden regeneriert und die Extremitäten ergänzen sich (jedenfalls bei den höheren Arthropoden) nur, wenn das Thier nicht völlig ausgewachsen war und sich noch nach der Verletzung häutet; die neugebildete Extremität wird dann bei der neuen Häutung im eigentlichsten Sinne des Wortes entfaltet. Es hängt dies mit der sehr

eigenthümlichen Wachsthumsweise der Arthropoden zusammen, welche wieder dadurch bedingt ist, dass die feste, die ganze Oberfläche des Körpers dieser Thiere bedeckende Chitinmembran ein Grösserwerden derselben verhindert und von Zeit zu Zeit abgeworfen werden muss (Häutungsvorgang). Zwischen je zwei Häutungen legt sich innerhalb der festen Chitincuticula die Epidermis (Hypodermis) in zahlreiche Falten (Fig. 112), und bei folgender Häutung vergrössert sich, indem die Falten — bevor die neue Cuticula abfällt — ausgeglättet werden, die Oberfläche und das Volumen des Körpers bedeutend. So auch bei der Neubildung der Extremitäten nach Verletzungen. Die Epidermis legt sich bei der Wundstelle, indem sich ihre Zellen stark vermehren, in tiefe Falten (deren Form so sein muss, dass

Fig. 112.



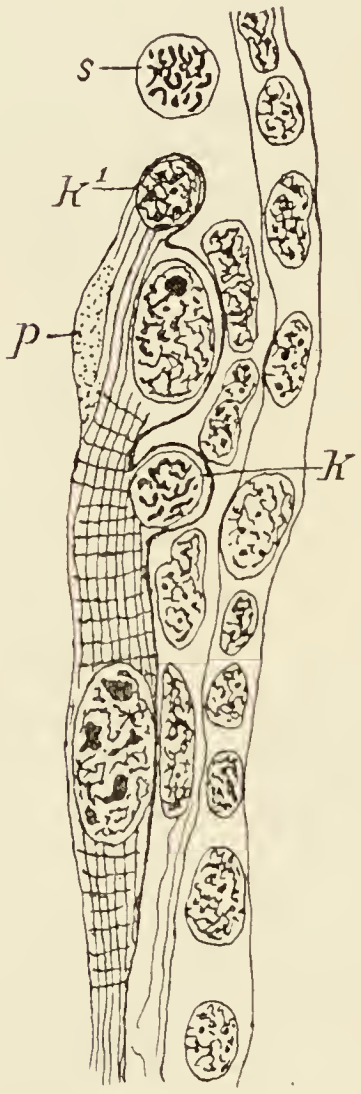
Schema des Verhaltens von Epidermis (z) und Chitincuticula (ch) bei einem wachsenden Arthropoden (Querschnitt) nach V. Graber (die Insekten. Bd. 2).

bei der Entfaltung eine Extremität zu Stande kommt); aber erst bei der nächsten Häutung kommt die Extremität zum Vorschein; die Grösse derselben ist wohl hauptsächlich von dem Zeitpunkt der Verletzung im Verhältniss zur Häutung abhängig. Nähere histogenetische Untersuchungen sind hier noch anzustellen; es ist aber wahrscheinlich, dass hier Gleiches nur von Gleichem erzeugt wird. — Die Landschnecken können, wenn ihnen die augentragenden Tentakel abgeschnitten werden, sowohl Tentakel als Augen regenerieren; wird dagegen der ganze Kopf mit dem Schlundring (Centralnervensystem) abgeschnitten, so sind sie nicht regenerationsfähig und gehen zu Grunde (wenigstens verhält es sich so nach neueren Autoren). Bei der Regeneration der Tentakel findet die Entwicklung des Auges nach ganz demselben Modus wie bei der Embryonalentwicklung statt: es bildet sich eine Einstülpung des Ektoderms, die sich zu einer

geschlossenen Blase abschnürt und aus ihrer Hinterwand die Retina, aus ihrer Vorderwand die „innere Cornea“ hervorgehen lässt; in dem Hohlraum der Blase wird die Linse abgeschieden.

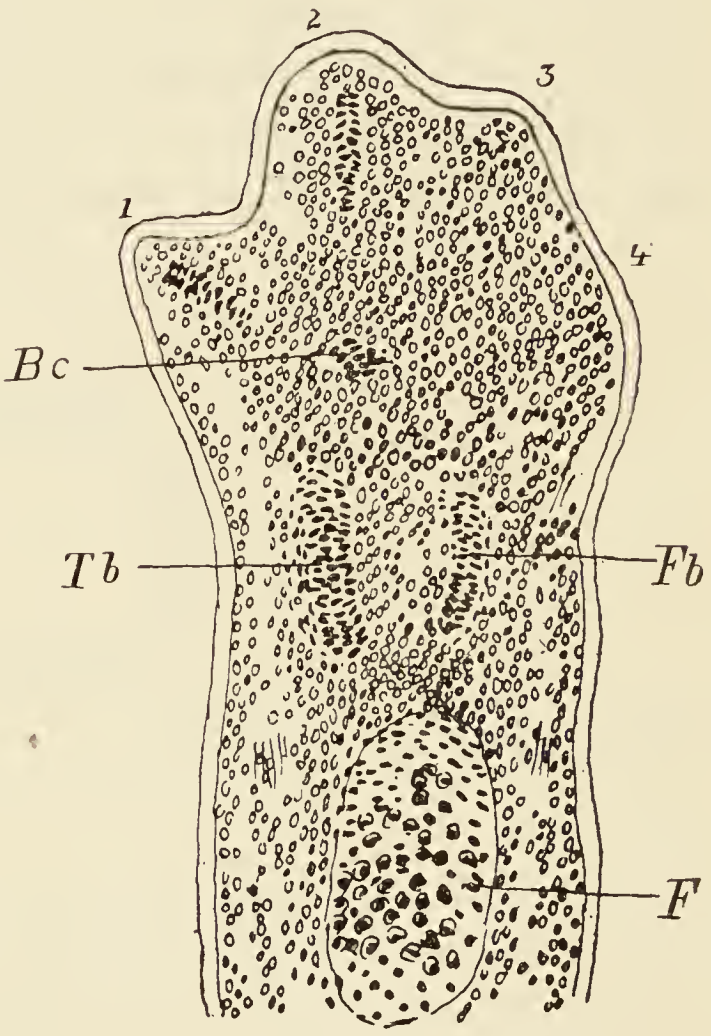
Bei den Wirbelthieren ist die Regenerationsfähigkeit keine grosse: im besten Falle (Amphibien, namentlich Urodelen) beschränkt sie sich auf Wiederherstellung peripherischer Theile

Fig. 113.



Muskelfaser mit Umgebung von einem sich regenerierenden Schwanze einer Axolotllarve nach Barfurth (Arch. f mikr. Anat. Bd. 37). p Protoplasma der Muskelfaser, k Lateralknospe mit Kern, k¹ Terminalknospe mit Kern, s Sarkoblast (abgelöste Knospe). k und k¹ schicken sich zur Theilung an.

Fig. 114.



Schnitt durch eine sich regenerierende hintere Extremität einer Tritonlarve nach Fraisse (Die Regeneration von Geweben u. Organen bei Wirbelth.). Im wuchernden Bindegewebe (Perichondrium) sieht man die mehr oder weniger entwickelten Knorpelkerne (F Femur, Tb Tibia, Fb Fibula, Bc Basale commune, 1—4 die Zehen).

(Schwanz, Gliedmaassen, Kiemen, nach allen älteren Angaben auch Augen); bei anderen Wirbelthieren (z. B. Säugethieren) kommt sie nur als Wundheilungsprozess vor: nur die verletzte Stelle wird von der vorwachsenden Haut bedeckt, neue Theile werden jedoch nicht gebildet und abgeschnittene Extremitäten wachsen nicht wieder aus.

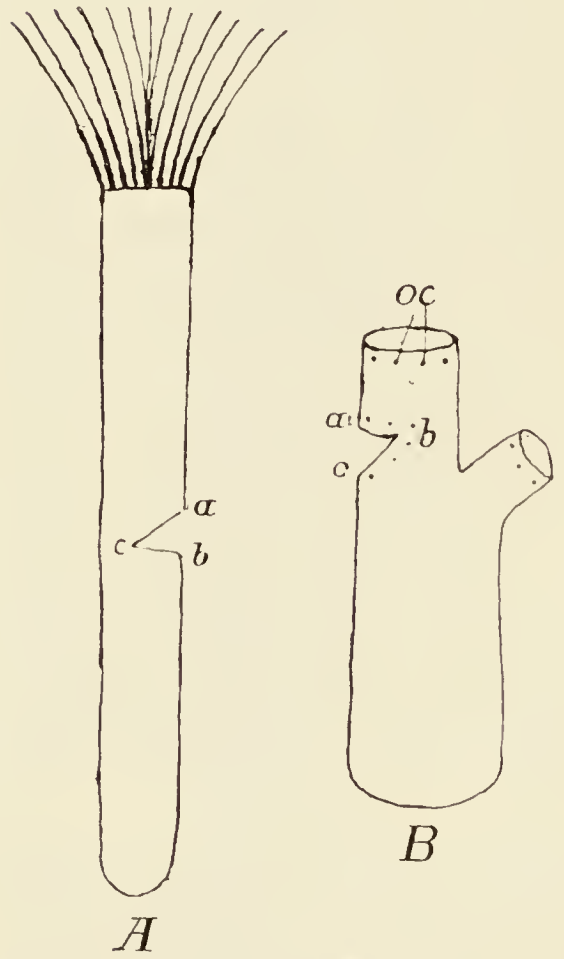
Bei der Regeneration von Extremitäten und Schwänzen bei Amphibienlarven gilt im Allgemeinen der Satz, dass Gleiches nur Gleiches oder Nahverwandtes produziert und zwar soll (nach Fraisse und namentlich Barfurth) die Regeneration der einzelnen Theile in ähnlicher Reihenfolge geschehen, wie sie beim Embryo entstanden. Zunächst breitet sich die benachbarte Epidermis über die Wunde aus und wird dabei oft einschichtig, während sie normal mehrschichtig ist; erst später treten Mitosen auf. Die Regeneration des Medullarrohrs und der Spinalganglien geschieht vom alten Medullarrohr aus; neues Bindegewebe wird vom schon vorhandenen produziert; neue Gefässe entstehen durch Sprossung aus den alten. Die Chorda wird durch die Thätigkeit ihrer äussersten Zellschicht (dem sogen. Chordaepithel) regeneriert; neue Muskelfasern entwickeln sich durch Sprossung aus den alten (Fig. 113); die kernhaltigen Sprossen lösen sich von den alten Fasern ab und bilden durch Wachsthum, Vermehrung der Kerne und Erzeugung von kontraktiler Substanz neue Muskelfasern. — Die Extremitäten wachsen übrigens nur nach, wenn ein oder mehrere Knorpel, resp. Knochen verletzt, nicht aber, wenn die ganzen Gliedmaassen exstirpiert werden, und zwar geht die Neubildung des Knorpels vom Perichondrium aus, das stark wuchert und die verschiedenen Knorpel an richtiger Stelle zur Entwicklung bringt (Fig. 114).

So sehen wir überall den Satz bestätigt, dass die Gewebe bei der Regeneration nur Gleiches oder Nahverwandtes zu erzeugen vermögen. Doch scheint bei vielen Wirbellosen den Geweben etwas mehr Spielraum gegeben zu sein, als bei den Wirbelthieren: so konnte ja bei den erwachsenen Anneliden Nervengewebe und bei den Mollusken die Netzhaut aus der Epidermis entstehen, was bei den Wirbelthieren nicht möglich ist. Im Allgemeiner gilt der Satz: je einfacher die Theile, je leichter werden sie regeneriert.[2])

Während bei allen höheren Organismen nach dem Wegschneiden bestimmter Theile immer gleiche Theile wieder hervorwachsen, ein Schwanz an Stelle eines abgeschnittenen Schwanzes, eine Extremität an Stelle einer abgeschnittenen Extremität, ist dies bei niederen Thieren wie Hydroidpolypen nicht immer der Fall; hier ist, wie die

Untersuchungen von Loeb ergeben haben, die bei der Regeneration stattfindende Formbildung im hohen Grade von äusseren Faktoren abhängig. Allerdings vermag sich, wie wir oben gesehen haben, das flimmerlose Ektoderm nicht in das flimmernde Entoderm umzubilden; ob aber ein Polypenkopf oder eine Polypenwurzel an der verletzten Stelle zur Entwicklung kommt, ist von äusseren Umständen abhängig. Schneidet man z. B. ein nicht allzu kleines Stück aus dem Stamm einer Tubularia mesembryanthemum heraus und hängt es frei im Wasser auf, sodass keine der Wundstellen in Berührung mit einem festen Körper kommt, so bildet sich an jeder dieser Stellen ein Kopf; man bekommt also Thiere, die an jedem Ende des Stammes einen Kopf haben. Bei einem anderen Hydroidpolypen (Antennularia antennina) bilden sich immer am oberen Ende des Stammes „Sprossen“ (polypentragende Zweige), am unteren Ende „Wurzeln“ (Ranken). Durch Aufhängen des Stammes, frei im Wasser und durch Umkehrung seiner Stellung kann man bald das eine, bald das andere Ende zur Bildung von Sprossen, resp. Wurzeln veranlassen. Hier scheint also ein wirklicher Geotropismus (positiv für die Wurzeln, negativ für die Sprossen) ähnlich wie bei den Pflanzen vorhanden zu sein. Schneidet man aus der Seitenwand einer Aktinie ein Stück heraus und verhindert das Heilen der Wunde, so bilden sich an der nach oben gekehrten Wundfläche (b c, Fig. 115 A) mehr oder weniger zahlreiche Tentakel und eine neue Mundscheibe, während die Fläche a c sich ähnlich einer Fussscheibe ausbildet. Selbst bei relativ so hoch organisierten Thieren

Fig. 115 A, B.



A Schema einer Aktinie, an welcher der Einschnitt a b c gemacht wurde. B Schema einer Ascidie, die in ähnlicher Weise operiert wurde. oc Ocellen, Nach Loeb (Unters. z. phys. Morph. d. Thiere. 1—2).

wie den Ascidien kommt ein analoger, aber zugleich wesentlich verschiedener Vorgang vor. Schneidet man aus dem einen der Siphonen ein Stück weg (Fig. 115 B), so bilden sich nicht nur am unteren, sondern auch am oberen Schnittrand Augen oder Ocellen (die sich bekanntlich um die freien Ränder der normalen Siphonen in bestimmter Zahl finden) und die ganze Wundstelle verlängert sich schliesslich zu einem neuen Sipho; somit kann man hier Thiere mit drei oder vier Siphonen und zahlreichen Ocellen künstlich hervorbringen. Solche Vorgänge, bei welchen Bildungen entstehen, die sonst nicht an der betreffenden Stelle (normal) vorhanden sind, unterscheidet Loeb von den eigentlichen Regenerationsvorgängen als Heteromorphosen.[3])

In nahem Zusammenhang mit den Regenerationsvorgängen steht die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Theilung. Bei einigen Anneliden, namentlich Lumbriculus zerfallen zu gewissen Perioden die Individuen spontan in mehrere Bruchstücke; an den Trennungsstellen ist gleich nach der Ablösung eine Wunde vorhanden, die sich aber bald schliesst. Aehnliches scheint auch bei Planarien (Bipalium) der Fall zu sein (Bergendal). Solche Bruchstücke sind nun im Stande, sich zu vollkommnen Thieren zu regenerieren. Gewöhnlich fängt aber bei dieser Vermehrungsart die Regeneration an, bevor noch die durch die Theilung entstehenden neuen Individuen sich von einander getrennt haben und es findet eine allmähliche Abschnürung mit Neubildung der Haut an der Berührungsstelle der Individuen statt, sodass bei der Trennung gar keine Wunde entsteht. So z. B. bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Naiden, bei welchen ganze Individuenketten zu Stande kommen, weil die Regenerationen sehr weit vorgeschritten sind, bevor die Trennung eintritt; auch unter den Planarien bei Microstoma. Der Modus, nach welchem sich die Theile bei der ungeschlechtlichen Vermehrung regenerieren, stimmt im Allgemeinen mit der Entwicklung der betreffenden Theile bei den Embryonen gut überein; nur für einzelne Organe wurde in neuester Zeit eine

von der embryonalen Bildungsweise etwas abweichende Entstehung bei der Regeneration behauptet.[4])

Schon bei Einzelligen, bei welchen bestimmte Körperregionen ausgebildet sind (z. B. Infusorien) findet, wie im Kap. I bereits erwähnt, bei der ungeschlechtlichen Vermehrung eine Regeneration statt, indem das vordere Individuum die hinteren, das hintere die vorderen Organe (Organula) neubilden muss. Nur bei solchen Einzelligen, die keine bestimmten Regionen unterscheiden lassen, wurden keine Regenerationsvorgänge bei der Theilung nachgewiesen.

Anmerkungen

[1]) Vergl. M. Nussbaum, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29 u. 37. 1887—91. — Ischikawa, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18.

[2]) Aus der grossen Litteratur über Regeneration seien hier nur folgende Schriften und Abhandlungen genannt: Fraisse, die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren. Cassel und Berlin 1885. — J. Carrière, Studien über die Regenerations-Erscheinungen bei den Wirbellosen. Würzburg 1880. — Barfurth, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891. — Wer sich genauer über dieses Thema informieren will, lese zunächst die ausführlichen Berichte von Barfurth in den „Ergebnissen der Anat. und Entwicklungsgesch." I—III. Wiesbaden 1892—1894.

[3]) J. Loeb, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. I—II. Würzburg 1891—92.

[4]) Vergl. Semper, die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Bd. II (auch Arbeiten a. d. zool. zoot. Institut Würzburg. Bd. 3. 1876). — Bülow, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39. 1881. — Kennel, über Theilung und Knospung der Thiere. Festrede. Dorpat 1887. — F. v. Wagner, Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. uud Ontog. Bd. 4. 1891, sowie Biolog. Centralbl. Bd. 13. 1893. — Der letztgenannte Verfasser hat abweichende Angaben über die bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung stattfindende Regeneration gemacht: während bei den Embryonen der rhabdocoelen Turbellarien der Schlund aus einer Ektoderm-Einstülpung entsteht, soll er sich bei der ungeschlechtlichen Vermehrung (bei Microstoma) im Parenchym neubilden; auch soll bei der Theilung von Lumbriculus die Neubildung des Schlundes und des Enddarmes bei den derselben ermangelnden Theilstücken vom Entoderm aus stattfinden, während diese Theile sich beim Embryo vom Ektoderm ausbilden.

XV

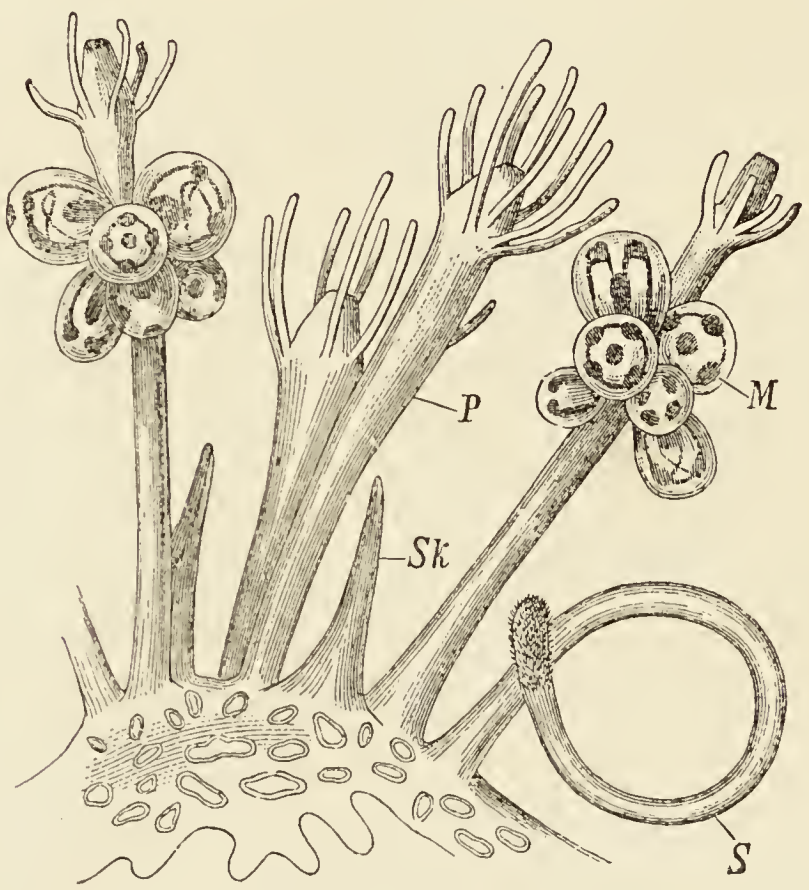
Die cyclische Fortpflanzung und Entwicklung (Generationswechsel, Heterogonie, Parthenogenese und Paedogenese) — Eigenthümliche Fortpflanzung durch eigene Keimkörper (Statoblasten, Gemmulae)

Bekanntlich ist es allgemeine Regel in der Entwicklungsgeschichte, dass aus den befruchteten Eiern irgend einer Thierart Individuen hervorgehen, welche den Eltern in Bezug auf Form und Eigenschaften gleich sind; diese Erscheinung ist es ja, welche als Erblichkeit bezeichnet wird. Indessen giebt es verschiedene Fälle, in welchen diese Regel nicht unmittelbar Stich hält, in welchen man nämlich einen ganzen Cyclus von Generationen betrachten muss, um wieder eine Form zu Gesicht zu bekommen, welche in Bezug auf Bau und Lebensweise mit der als Ausgangspunkt dienenden übereinstimmt; die Erblichkeit hat in solchen Fällen einen unterbrochenen, einen periodischen Charakter. Es giebt eine Reihe spezieller Modifikationen einer solchen cyclischen Fortpflanzung, wie man sie nennt; im Nachstehenden sollen einige der wesentlichsten Typen derselben vorgeführt werden.

Wir können sehr passend mit der Betrachtung jener Art von cyclischer Fortpflanzung anfangen, welche heutzutage als echter Generationswechsel oder als Generationswechsel in engerem Sinne bezeichnet wird, und als Beispiel desselben kann die Fortpflanzung und Entwicklung einer Meduse (Podocoryne carnea) genommen werden. Aus den Eiern der Meduse geht durch eine totale und aequale Furchung zunächst eine Larve hervor, die als Planula bezeichnet wird (vgl. oben Kap. V); nachdem diese eine

kurze Zeit herumgeschwommen ist, wandelt sie sich nicht unmittelbar in eine freischwimmende Meduse, dem Mutterthier ähnlich, um, sondern sie setzt sich fest und entwickelt sich zu einer sessilen Form, einem Hydroidpolypen. Dieser wächst nun eine Zeitlang und bildet durch Knospung neue Individuen von mehr oder weniger ähnlicher Form wie er selbst; die Knospung geht in der Weise vor sich, dass sich eine kleine Ausstülpung der Leibeswand und zwar beider Körperschichten (Ekto- und Entoderm) bildet; diese Ausstülpung wächst zu einem neuen Individuum heran, erhält — durch

Fig. 116.

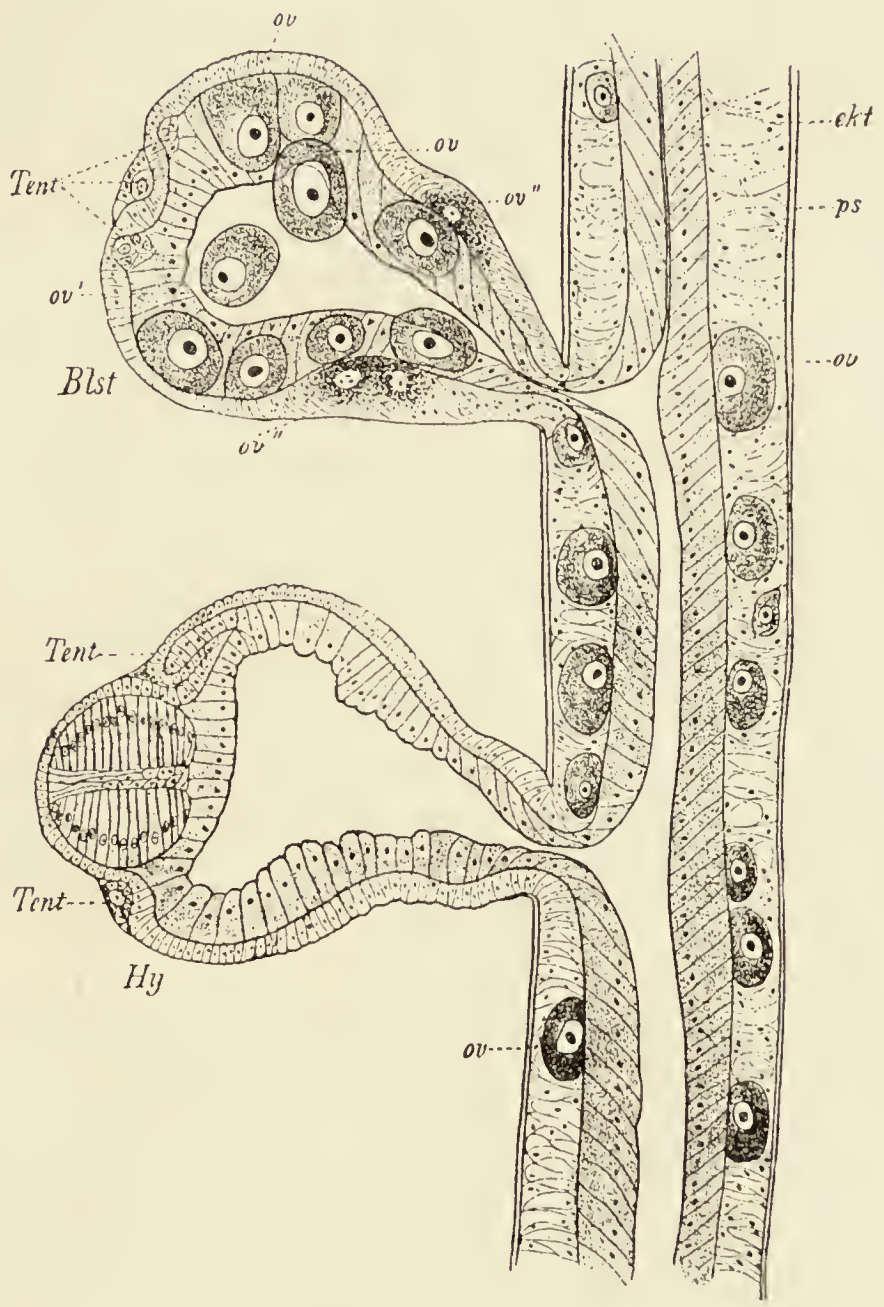


Podocoryne carnea, Gruppe von Individuen nach Grobben aus Claus a. a. O. P Ernährungsindividuen, M Medusenknospen, S „Spiralzooide", Sk „Skelettpolyp".

Auseinanderweichen der Zellen beider Schichten an der Spitze — meistens einen Mund und in dessen Umgebung Tentakel[1]), bleibt aber in Verbindung mit dem Mutterthier; in dieser Weise entsteht nach und nach eine aus zahlreichen Individuen gebildete Kolonie von Hydroidpolypen (Fig. 116). Hat nun diese Knospung eine Zeitlang gedauert und hat die Kolonie eine ansehnliche Grösse erlangt, so bilden sich an einigen der Polypen unterhalb der Tentakel kleine, seitliche Knospen von ganz anderer Art, als die früher gebildeten: sie werden nämlich zu Medusen und lösen sich später von

der Kolonie ab als freischwimmende Einzelthiere. Auch die Medusen werden durch ungeschlechtliche Vermehrung erzeugt, indem eine grössere Anzahl beiden Blättern angehöriger Zellen sich ausstülpt und eine kleine Knospe bildet; ursprünglich ist also die Meduse weiter Nichts, als eine seitliche Aussackung des Polypen. Früher

Fig. 117.



Theil eines Stockes von Eudendrium racemosum mit der Knospe eines Hydranthen (Hy) und einer Geschlechtsknospe (Blst). Tent Tentakelanlagen, ps Perisark, ekt Ektodermzellen, ov und ov' Eier, theils im Ektoderm des Stammes (ihrer ursprünglichen Bildungsstätte), theils im Entoderm der Geschlechtsknospe (wohin sie gewandert sind) befindlich. ov'' Eizellen in der Decomposition. Nach Weismann (Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883).

wurde dies allgemein so dargestellt, als seien die Polypen vollständig geschlechtlos und als seien nur die Medusen die Geschlechtsthiere, auch in dem Sinne, als sie die Geschlechtszellen produzierten; in vielen Fällen ist dieses aber nicht ganz korrekt, wie die neueren Untersuchungen ergeben haben. Bei vielen Arten entstehen allerdings

die Geschlechtszellen in dem Medusenkörper selbst, entweder in dem Magenstiel (so z. B. Podocoryne) oder längs der Radiärkanäle; bei anderen Formen werden sie aber ursprünglich in der Polypenkolonie gebildet: entweder in den Stämmen oder in den kriechenden, die einzelnen Stämme verbindenden Ranken, und von hier wandern sie nach den medusoiden Individuen hinaus, bevor sich diese ablösen (falls sie überhaupt das thun; bei vielen Arten sind die Geschlechtsknospen zwar medusoiden Baues, aber reduziert, und werden nicht frei, sondern bleiben an der Kolonie sitzen); hier wachsen und reifen sie dann. Fig. 117 zeigt die Eier theils an ihrer ursprünglichen Bildungsstätte, nämlich (bei Eudendrium racemosum) im Stamm der Polypen, theils in den Geschlechtsknospen, wohin sie gewandert sind. Diese eigenartige Erscheinung muss als eine Verschiebung in Bezug auf Zeit und Ort angesehen werden. Die ganze Polypenkolonie mit ihren sämmtlichen vegetativen und medusoiden Knospen ist ja nämlich ein zusammenhängender, aus zahlreichen Individuen gebildeter Organismus. In den einfachsten Fällen entwickeln sich nun zuerst die Medusen, und später entstehen in ihnen die Geschlechtszellen; in anderen Fällen werden dagegen, bevor noch die Medusenknospen gebildet sind, die Geschlechtszellen angelegt; in diesem Falle müssen sie also im vegetativen Theil der Kolonie entstehen.[2])

Prinzipiell dieselbe Art Generationswechsel treffen wir bei den Bandwürmern und bei verschiedenen Tunicaten: aus dem Ei entsteht durch eine Metamorphose oder durch direkte Entwicklung eine geschlechtslose Form, welche in ihrem Bau von dem Geschlechtsthier mehr oder weniger abweicht und bisweilen sich auf geschlechtlose Weise vermehrt; aus derselben entstehen wiederum mittelbar oder unmittelbar durch geschlechtlose Vermehrung die Geschlechtsthiere; diese werden wie im vorhergehenden Falle durch Auswachsen eines grösseren Komplexes von — den verschiedenen Schichten des Ammenthiers angehörigen — Zellen gebildet.

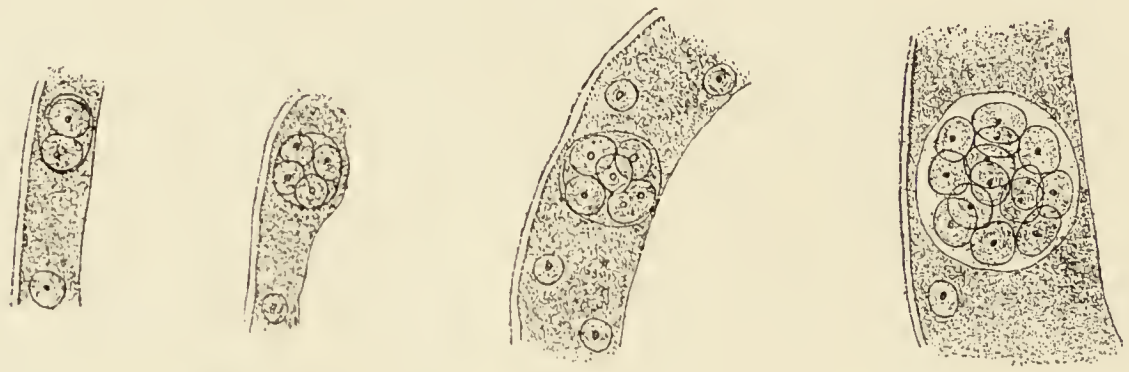
Dem Generationswechsel wurde früher (so z. B. noch in der berühmten Arbeit von Steenstrup über diesen Gegenstand[3]) auch eine andere Art cyclischer Fortpflanzung zugerechnet, welche später

unter dem Namen Heterogonie von dem echten Generationswechsel gesondert worden ist Dieselbe ist im Gegensatz zu dem eigentlichen Generationswechsel dadurch charakterisiert, dass sämmtliche Generationen aus Geschlechtsthieren bestehen; aber es findet doch eine Abwechselung statt, indem die (mit grösserer oder geringerer Regelmässigkeit der Reihenfolge) aufeinander folgenden Generationen verschiedene Form, Organisation und Lebensweise aufweisen. Ein typisches Beispiel der Heterogonie findet sich bei einigen Nematoden, so u. a. bei der als Parasit in der Lunge des Frosches bekannten Ascaris nigrovenosa (Rhabdonema nigrovenosum.) Diese Parasiten sind von recht ansehnlicher Grösse und sind Hermaphroditen; jedes Individuum produziert sowohl Spermatozoën wie Eier; sie sind lebendig-gebärend, und die Jungen gelangen in den Darm und werden mit den Exkrementen aus dem Körper des Frosches hinausgeführt, um sich im Wasser oder in feuchter Erde zu entwickeln. Sie werden aber hier nicht zu ähnlichen Individuen wie die Mutterthiere, sondern entwickeln sich zu einer kleinen, getrennt-geschlechtlichen Rhabditisgeneration; sie begatten sich, und aus ihren Eiern entsteht wieder die grosse, parasitische, hermaphroditische Form; so wird dieser Cyclus vollendet. — Bei einem anderen Rundwurm, dessen eine Generation im Fusse unserer gewöhnlichen, schwarzen Landschnecken (Arion) schmarotzt, finden sich ähnliche Fortpflanzungsverhältnisse; doch folgt hier auf die parasitische Generation nicht eine einzelne, sondern mehrere, bisweilen zahlreiche freilebende Generationen, und erstere ist, wie die letzteren, getrennt-geschlechtlich (auch findet hier die Fortpflanzung der parasitischen Form nicht während des Schmarotzens statt, sondern die Würmer müssen aus dem Körper der Schnecke auswandern und verschiedene Umbildungen durchmachen, um die Geschlechtsreife zu erlangen.[4])

Als der Heterogonie zugehörig muss wahrscheinlich auch die cyclische Fortpflanzung der endoparasitischen Trematoden angesehen werden. Allerdings giebt es Arten dieser Thiere, bei welchen eine ähnliche Knospung, wie bei den Hydroidpolypen, also eine rein ungeschlechtliche Vermehrung vorkommt (so z. B. bei Leucochloridium); aber dieses ist nicht die Regel, und jedenfalls findet sich immer

neben dieser Fortpflanzung eine Erzeugung innerer Keime bei der „geschlechtslosen“ Generation; die Bildung eines jeden dieser inneren Keime geht immer von einer einzelnen, einem Keimepithel angehörigen Zelle aus. Eine solche Keimzelle hat jedenfalls in physiologischer Hinsicht grosse Aehnlichkeit mit einem sich durch Parthenogenese entwickelnden Ei, indem sie fähig ist, sich allein ohne Hinzutreten anderer Zellen in ein ganzes Individuum umzuwandeln, und ihre erste Entwicklung ähnelt derjenigen der Eier: sie ist als eine Art Furchungsprozess zu betrachten (Fig. 118). Doch müsste man erwarten, Richtungskörper — wohl einen Richtungskörper — zu finden, falls die Keimzellen als parthenogenetische Eier aufzufassen wären, und solche sind bis jetzt nicht nachgewiesen.

Fig. 118.



Vier Stadien der Entwicklung der Keime bei einer (im Cyclas lebenden) Sporocyste. Nach Biehringer (Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. 7).

Somit fehlen noch einige Beweisstücke für die Deutung der Trematoden-Keimzellen als Eier und ihrer Fortpflanzung als Heterogonie; immerhin aber muss diese Deutung heutzutage als die wahrscheinlichste bezeichnet werden.

Die Kombination der Heterogonie und Parthenogenese, die schon bei den Trematoden wahrscheinlich vorkommt, ist bei anderen Thierformen sicher vorhanden, so u. a. — um das bekannteste Beispiel auszuwählen — bei den Blattläusen. Es findet hier eine Abwechselung verschiedener Generationen statt, in der Weise, dass auf eine Generation von Männchen und Weibchen, die sich begatten und befruchtete Eier legen, zahlreiche aus lauter Weibchen bestehende Generationen folgen; die Eier dieser letzteren entwickeln sich parthenogenetisch (deshalb wurden sie früher als „Ammen“ aufgefasst, und für die Eier wurde die heutzutage über-

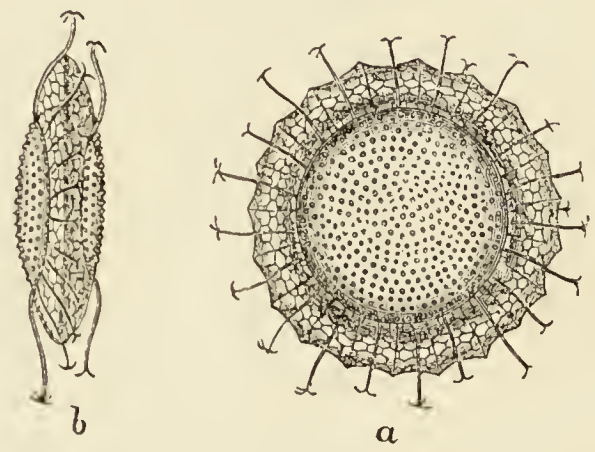
flüssige Bezeichnung Pseudova eingeführt). Zwischen den verschiedenen Generationen der Blattläuse machen sich nun wesentliche Bauunterschiede geltend, sowohl was die äussere, wie was die innere Ausstattung betrifft: die Männchen sind im allgemeinen geflügelt, die Weibchen derselben Generation gewöhnlich flügellos und ovipar; die Weibchen der parthenogenetisch sich fortpflanzenden Generationen dagegen sind lebendig gebärend und können bisweilen geflügelt, bisweilen flügellos sein. Auffallend ist noch ein Unterschied in Bezug auf den inneren Bau: bei den Weibchen, die mit den Männchen zusammen auftreten, findet sich eine Samentasche (Receptaculum seminis), in welche der Same während der Begattung eingeführt wird; ein solches Organ fehlt dagegen in den parthenogenetisch sich fortpflanzenden Generationen.

Es kann sich noch eine besondere Eigenthümlichkeit der Fortpflanzung zu dieser Kombination von Heterogonie und Parthenogenese gesellen, nämlich diejenige, dass die Eier bei der eingeschlechtlichen Generation parthenogenetisch sich fortpflanzender Weibchen auf einem so frühen Stadium reifen, dass es nicht erwachsene Thiere (Imagines), sondern Larven sind, welche sich fortpflanzen. Diese Modifikation der Parthenogenese wurde von Karl Ernst von Baer als Paedogenese bezeichnet; sie findet sich unter den Dipteren (bei einigen Mücken). Bei gewissen Gattungen der Gallmücken (Cecidomyia, Miastor) gehen aus den befruchteten Eiern der Geschlechtsthiere Larven hervor, in denen sich die Eierstöcke schnell entwickeln und die Eier bald reif werden; die Eier fangen dann — ohne befruchtet zu werden — an sich zu furchen und sich zu Embryonen zu entwickeln; die in dieser Weise entstandenen Embryonen leben nun weiter auf Kosten des Fettkörpers der Mutterlarve, welchen sie ganz aufspeisen; darnach werden sie frei als Larven und entwickeln sich später zu Puppen und vollkommenen Insekten. — Bei einer anderen (der Gattung Chironomus angehörigen) Mücke liegt die Sache ein wenig anders: hier reifen die Eier erst während des Puppenzustandes, und die Puppe legt dann einen Haufen in eine klare Schleimmasse eingebüllter Eier; aus diesen entstehen Larven, die sich zu vollkommenen Insekten entwickeln. Dieser letztere Fall ist doch durch neuere Untersuchungen etwas zweifelhaft geworden.[5])

Für alle diese hier angeführten Arten und Kombinationen cyclischer Fortpflanzung ist also Folgendes gemeinsam: die Eigenschaften der Eltern sind in der unmittelbar folgenden Generation latent und kommen erst in der zweiten oder nächstfolgenden oder in einer noch späteren Generation wieder deutlich zum Vorschein.

Hier müssen noch einige Bemerkungen in Bezug auf einige eigenthümliche Fortpflanzungskörper angeknüpft werden, welche übrigens in ihrem Vorkommen sehr beschränkt sind. Es sind die bei den Süsswasser-Bryozoën vorkommenden, sogenannten Statoblasten und die bei vielen Spongien vorkommenden, sogenannten Gemmulae.

Fig. 119.

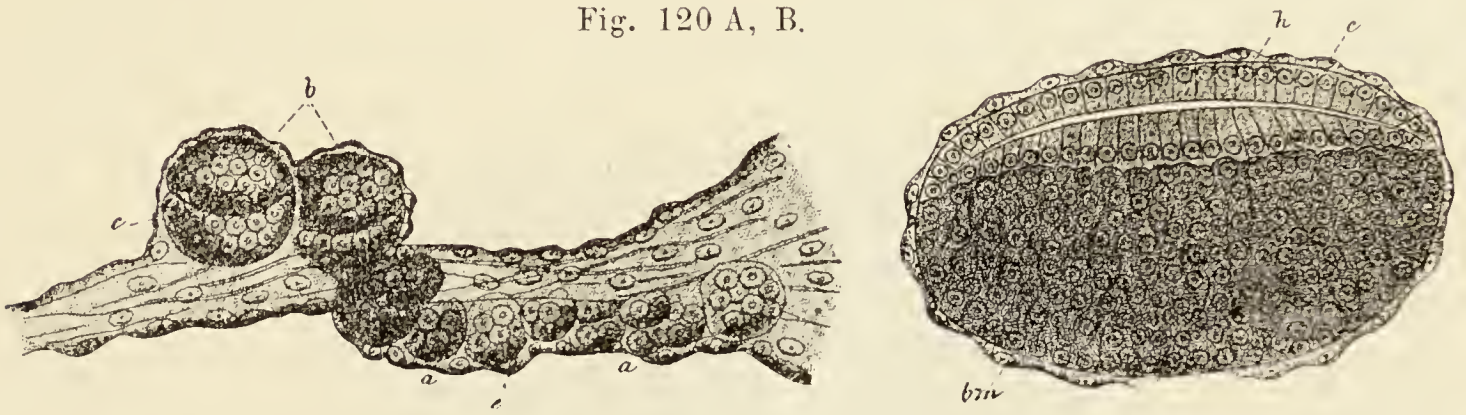


Statoblast von Cristatella nach Allman aus Claus (Lehrb. d. Zool.). a von der Fläche, b von der Seite.

Die Statoblasten wurden früher oft als die hartschaligen Wintereier der Süsswasser-Bryozoën angesehen (ähnlich den Wintereiern, die bei manchen niederen Crustaceen gefunden werden); sie haben indessen mit Eiern Nichts zu thun. Sie entstehen im Laufe des Spätsommers und des Herbstes, sehr oft bei solchen Individuen, die zu gleicher Zeit wirkliche Eier und Samen produzieren (bekanntlich sind die Bryozoën Hermophroditen); ihre Bildung und Entwicklung gehört somit nicht in irgend eine Art cyclischer Fortpflanzung hinein; ihre Entstehung ist als eine Art innerer Knospenbildung zu betrachten. Die fertigen Statoblasten haben ein höchst eigenthümliches Aussehen (Fig. 119). Sie sind als kreisrunde oder ovale, bikonvexe Linsen geformt und bestehen aus einer grösseren Anzahl jugendlicher Zellen, die von einer dunklen, harten Chitinschale um-

geben sind; diese ist es, welche die Form des ganzen Gebildes bestimmt. Wie in Fig. 119 sichtbar, hat sie zwei konvexe Seitenflächen, die in einem scharfen Rand zusammenstossen; um den Rand findet sich ausserdem ein aus einer Menge lufterfüllter „Zellen“ bestehender Ring, der sogenannte Schwimmring; durch das schwammige, lufterfüllte Chitingewebe dieses Rings flottieren die Statoblasten an der Oberfläche des Wassers. Ihre Bildungsgeschichte ist sehr eigenthümlich und gestaltet sich folgendermaassen: in dem bindegewebigen Strang, dem sogenannten Funiculus, der die Leibeswand mit dem Darm (an dessen Umbiegungsstelle) verbindet, treten eigenthümliche, rundliche Zellgruppen auf (Fig. 120 A), und wenn diese eine gewisse Grösse erreicht haben, tritt an ihrer Oberfläche, wie

Fig. 120 A, B.



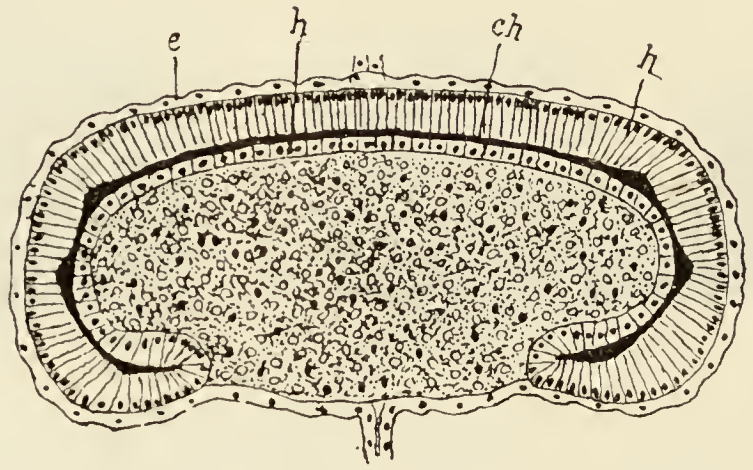
A B

A Funiculus mit Statoblasten in verschiedenen Stadien der Bildung. a ganz junge Statoblasten, b solche, die den Gegensatz der zwei Hälften deutlich erkennen lassen; c und e Funiculusepithel. B etwas älterer Statoblast im Durchschnitt. h Höhle in der cystogenen Hälfte, c Funiculusepithel, bm Bildungsmasse. Nach Nitsche (Arch. f. Anat. u. Phys. 1868).

in der Figur sichtbar, eine quere Furche auf, welche sie in zwei Hälften theilt (nach neueren Untersuchungen sind übrigens die zwei Hälften unabhängig von einander angelegt). Die eine Hälfte wird meistens als die „cystogene Hälfte“, die andere als die „Bildungsmasse“ bezeichnet; indessen entsprechen diese Bezeichnungen nicht ganz den thatsächlichen Verhältnissen der Entwicklung, indem ein Theil der „cystogenen Hälfte“ nicht die Schale absondert, sondern ebenso gut Bildungsmasse vorstellt, wie jene Hälfte, die so genannt wird. Die Zellen der cystogenen Hälfte bilden sich bald zu zwei epithelartigen Schichten aus, einer äusseren und einer inneren, welche an den Rändern in einander übergehen (Fig. 120 B), und sie bleiben noch eine Zeit lang an der einen Seite der Statoblastenanlage liegen,

während die Bildungsmasse nach der anderen Seite hin frei liegt und die grössere Hälfte des ganzen Gebildes ausmacht (die äusserste, in den Figuren sichtbare Zellschicht, gehört nicht mit in die Statoblasten, sondern ist die alleräusserste Schicht des Funiculus, innerhalb welcher die Statoblasten zur Entwicklung kommen). Die beiden Epithelblätter der cystogenen Hälfte umwachsen nun allmählich die Bildungsmasse, welche also in dieser Weise nach und nach vollständig eingeschlossen wird, und während dieses Vorgangs wächst der Statoblast nicht gleichmässig nach allen Richtungen, sondern in der Weise, dass die definitive Form, diejenige einer ovalen oder kreisrunden, bikonvexen Scheibe angenommen wird. Schon während des genannten Umwachsungsvorgangs fängt nun auch die Bildung

Fig. 121.



C

Weiteres Stadium der Statoblastenentwicklung nach Verworn aus Korschelt und Heider a. a. O. Bezeichnungen wie früher; ausserdem: ch Chitinschicht, h' innere von Chitin umgebene Schicht der cystogenen Hälfte.

der Chitinschale an als eine Absonderung einer erstarrenden Substanz zwischen den beiden Blättern der cystogenen Hälfte und zwar durch die Thätigkeit der äusseren dieser Schichten (Fig. 121); diese Chitinschale wird allmählich dicker und zeigt eine deutliche Schichtung. Wie aus der letztgenannten Figur ersichtlich, wird die innere Schicht der cystogenen Hälfte mit der Bildungsmasse zusammen in die Chitinschale eingeschlossen (und bei der weiteren Entwicklung der Statoblasten nimmt sie denn auch wichtigen Antheil an der Bildung des Embryos: sie liefert dessen Ektoderm und das Epithel des ganzen Verdauungstractus, während die „Bildungsmasse“ nur den sogen. „mesodermalen“ Theilen Entstehung giebt). Während die innere

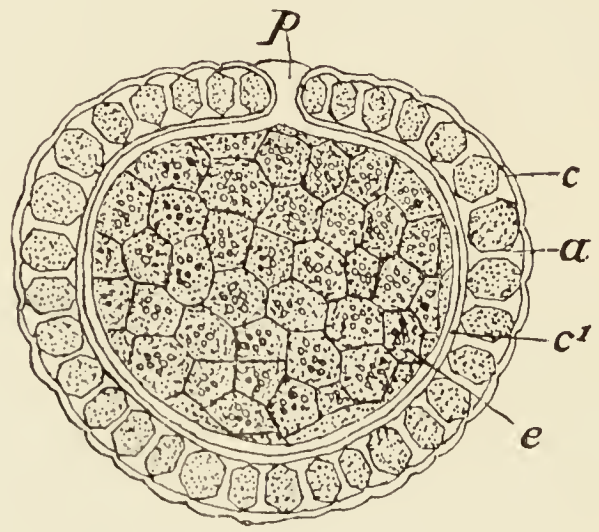
Schicht der „cystogenen Hälfte“ in dieser Weise eingeschlossen wird, scheiden die Zellen der äusseren Schicht am Rande des Statoblasten auch den Schwimmring aus, indem sie hier nicht nur an ihrer Innenfläche, sondern auch an ihren Seiten Chitin absondern; schliesslich ziehen sie sich ganz von der inneren Chitinschicht zurück und sondern nun eine neue Schicht (die äussere Schicht des Schwimmrings) ab, und damit ist der Statoblast fertig gebildet. Die äussere Schicht der cystogenen Hälfte geht nach Beendigung dieser Thätigkeit zu Grunde, ebenso wie das umliegende Funiculusgewebe; der Statoblast liegt dann frei in der Leibeshöhle des Mutterthiers, und wenn dieses verfault, gelangt jener in's Wasser hinaus. Alle diese Vorgänge finden hauptsächlich im Herbst statt, und die Statoblasten überwintern nun; im Frühjahr wird dann die Chitinschale gesprengt, und die aus derselben ausschwärmende Bryozoënlarve kann bald eine neue Kolonie gründen.

Man hat auch neuerdings versucht, die Statoblasten als Wintereier aufzufassen, indem man ihre Bildung auf eine einzige Zelle zurückführen wollte (Verworn). Indessen ist ein solcher Versuch gänzlich verfehlt, und die ältere Auffassung, dass die Statoblastenbildung eine eigenthümliche Art der Knospung darstellt, ist durch die neueren Untersuchungen vollkommen bestätigt worden.[7]) Bei den Meeres-Bryozoën sind keine Statoblasten nachgewiesen.

Eine ähnliche Art von Keimkörpern, wie die Statoblasten der Süsswasser-Bryozoën sind die sogen. Gemmulae, welche bei zahlreichen Spongien vorkommen; am genauesten ist ihr Bau und ihre Bildungsweise bei den Süsswasserschwämmen (Spongilla) bekannt. Sie entstehen in dem Parenchym des Schwamms, und zwar nach den Angaben der meisten Autoren einfach aus einer Anzahl von Parenchymzellen, welche sich zu kugelförmigen Haufen zusammenschliessen (nach einem Autor, Goette, träten auch Theile des Kanalsystems des Schwamms in die Bildung der Gemmula ein; doch scheint dies ein Irrthum zu sein). In den innersten Zellen eines solchen Haufens treten nun viele Körnchen von Nahrungsstoffen, sozusagen Nahrungsdotter auf; in den äusseren Zellen dagegen fehlen solche Ablagerungen. Die äusseren Zellen grenzen sich scharf

nach innen ab und sondern hier eine Chitinhaut um die innere Masse ab; in den einzelnen Zellen können eigenthümliche Kieselbildungen von der Form eines Doppelankers (Amphidisken) entstehen; endlich scheiden die Zellen ausserhalb der Amphidiskenschicht eine feine, äussere Cuticula ab. Eine solche fertig gebildete Gemmula ist mit allen ihren Theilen (im optischen Durchschnitt) in Fig. 122 dargestellt; an einer Stelle derselben findet sich eine Oeffnung (Porus) der Amphidiskenschicht. Die Gemmulae werden durch das Verfaulen des Schwammes am Anfang des Winters frei; sie überwintern,

Fig. 122.



Senkrechter Durchschnitt einer Gemmula von Spongilla, nach Vejdovský (Abh. d. böhm. Akad. d. Wiss., 6. Folge. Bd. 12). c äussere, c¹ innere Cuticula, p Porus, a Amphidiskenschicht, e Embryonalzellen.

und im nächsten Frühjahr kriechen aus ihnen kleine, junge Schwämme aus.[8])

Wie leicht ersichtlich, ist eine wesentliche Analogie zwischen Statoblasten und Gemmulae vorhanden. Beide entstehen durch eine Art ungeschlechtlicher Vermehrung (innerer Knospung) aus einer grösseren Anzahl von Zellen; beide sondern sich in eine äussere, schalenbildende Schicht und eine innere Masse von Bildungszellen; beide überwintern und stehen zu der geschlechtlichen Fortpflanzung in keiner Beziehung. Derartige Fortpflanzungskörper sind sonst im Thierreiche unbekannt.

Anmerkungen

1) Bei Podocoryne finden sich ausser den normalen Individuen auch solche, welchen die Tentakel fehlen (Spiralzooide, Fig. 116, J) und dornförmige, ganz von Chitin überkleidete (S K).

2) Ueber die Bildung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden vergl. namentlich Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.

3) J. Steenstrup, über den Generationswechsel. 1842.

4) R. Leuckart, die menschlichen Parasiten, Bd. 2. — Claus, Schriften der Gesellsch. zur Beförderung der gesammt. Naturwiss. zu Marburg, Suppl.-Heft 3, 1869.

5) In neuester Zeit wurde von Chun (Festschr. f. Leuckart 1892) die Eigenthümlichkeit der Fortpflanzung bei einigen Rippenquallen entdeckt, dass ein und dasselbe Individuum in zwei verschiedenen Formzuständen geschlechtsreif (♀→) wird und Eier ablegt; zwischen den beiden Zuständen ist dann eine Metamorphose eingeschoben. Diese Art der Fortpflanzung wurde als Dissogonie bezeichnet.

6) Der Funiculus, der früher einfach als ein bindegewebiger Strang betrachtet wurde, ist nach den neueren Untersuchungen von einer etwas komplizierteren Zusammensetzung. In demselben lässt sich nämlich eine Rinde und eine axiale Zellmasse unterscheiden; die axiale Zellmasse ist ektodermalen Ursprungs; die Rinde ist „mesodermal". Aus der Rinde soll die „Bildungsmasse". aus der axialen Zellmasse die „cystogene Hälfte" der Statoblasten entstehen. Diese sind somit zweifachen Ursprungs.

7) Ueber die Entwicklung der Statoblasten vergl. Nitsche, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. — Verworn, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888. — Braem, Bibliotheca Zoologica, Heft 6, 1890. — Kräpelin, Abhandl. des naturwiss. Vereins Hamburg, Bd. 12, 1892.

8) Ueber die Bildung der Gemmulae, vergl. Goette, Abhandl. z. Entw. der Thiere, Heft 3, 1885. — Marshall, Sitzungsber. d. naturf. Gesellsch. Leipzig, Bd. 11, 1884. — Zykoff, Bull. de la soc. des natural. de Moscou, 1892, Sér. 2, Tom. 6.

XVI

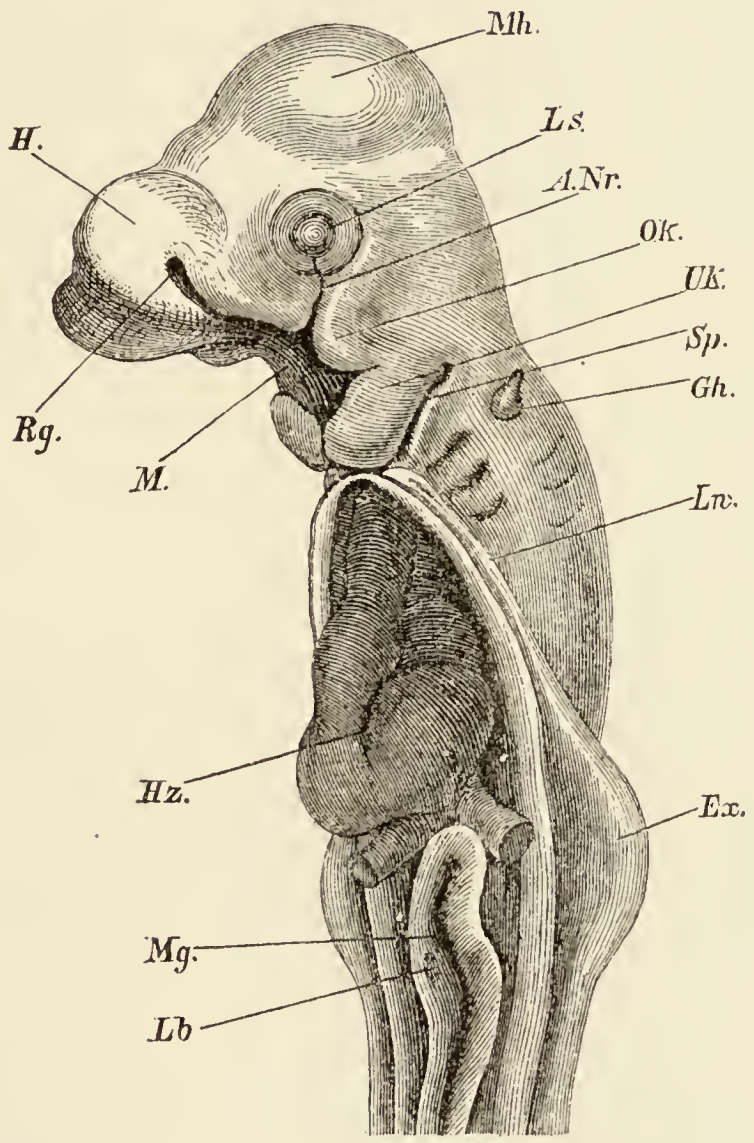
Die Beziehungen der Embryologie zur Descendenztheorie — Erblichkeit und Variation als die Entwicklung beeinflussende Faktoren; Aehnlichkeiten der Embryonen mit weit zurückliegenden Vorfahren

Es muss hier noch eine Gruppe von embryologischen Thatsachen besprochen werden, welche ein höchst bedeutendes allgemeines Interesse beanspruchen und deren Bedeutung erst nach dem Durchbruch der Descendenztheorie recht klar geworden ist. Um was es sich handelt, wird am besten durch Vorführen einiger der typischsten, klassisch gewordenen Beispiele erläutert.

Wenn die Entwicklung eines höheren Wirbelthiers — z. B. eines Säugethiers oder eines Vogels — studiert wird, so ist es eine der auffallendsten, und für Denjenigen, welcher ohne Vorkenntnisse daran kommt, überraschendsten Erscheinungen, dass in frühen Stadien der Entwicklung sich eine Reihe schlagender Uebereinstimmungen mit dem Baue niederer Wirbelthiere zeigen. So finden sich in einem frühen Stadium — beim Hühnchen z. B. sehr deutlich am dritten Tage der Bebrütung — eine Reihe von Spalten seitlich am Kopfe und am Halstheil des Embryos, welche den Schlund mit dem umgebenden Medium in Verbindung setzen [1]); diese Schlundspalten sind durch häutige Bogen von einander getrennt (Fig. 123), und dieser ganze Apparat entspricht nach Lage und Anordnung vollständig dem System der Kiemenbogen und Kiemenspalten kiemenathmender Wirbelthiere; die Paukenhöhle und die Tuba Eustachii beim Erwachsenen sind Ueberreste der vordersten Kiemenspalte. In Uebereinstimmung mit dem Vorkommen dieser Theile beim Embryo des Vogels und des Säugethieres zeigt denn auch in einem entsprechenden Stadium das centrale Blutgefässsystem eine viel grössere

Aehnlichkeit mit demjenigen eines Fisches, als mit demjenigen eines lungenathmenden Wirbelthieres: der von dem noch einkammerigen Herzen entspringende arterielle Stamm (Truncus arteriosus) theilt sich an jeder Seite in eine Reihe von Aesten (den Arterienbogen); diese steigen durch die Kiemenbogen hinauf und vereinigen sich an der Rückenseite wiederum zur Aorta descendens. Die erwähnten

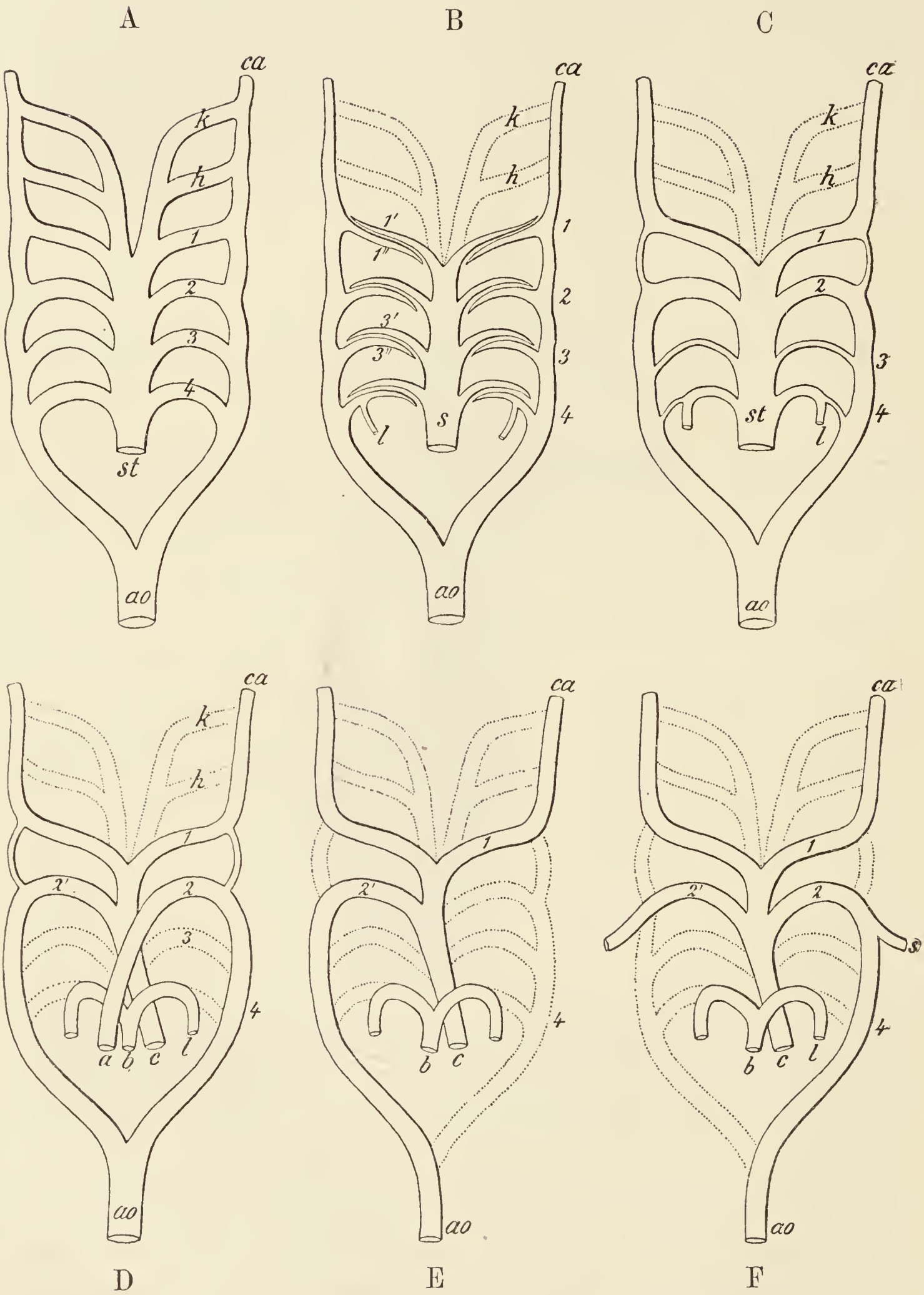
Fig. 123.



Hühnchen vom vierten Tag der Bebrütung, vorderer Körperabschnitt von der Bauchseite nach His (Unsere Körperform). Rg Riechgrube, M Mundhöhle, H Vorderhirn, Mh Mittelhirn, Ls Linse, Gh Gehörbläschen, Ok Oberkieferfortsatz, Uk Unterkieferfortsatz, Sp vorderste Kiemenspalte, hinter der noch drei sichtbar sind; A.Nr Augen-Nasenrinne, Hz Herz, Mg Magenanlage, Lb Leberanlage, Ex Anlage der vorderen Extremitäten, Lw Leibeswand.

Arterienbogen werden in späteren Embryonalstadien bei lungenathmenden Wirbelthieren zum Theil rückgebildet, zum Theil für neue Zwecke umgebildet (vergl. hierzu die Schemata Fig. 124 und deren Erklärung.) – Bevor die Wirbel angelegt werden, findet sich in frühen Embryonalstadien bei höheren Wirbelthieren zwischen Darm und Centralnervensystem der gleiche ungegliederte, cylindrische Längs-

Fig. 124 A—F.



Schemata der Arterienbogen verschiedener Wirbelthiere nach Boas (Lærebog i Zoologien). A der Foetalzustand, B Fisch, C Urodele, D Reptil, E Vogel, F Säugethier. Die während der Entwicklung zu Grunde gegangenen Gefässparthien sind durch punktierte Linien dargestellt. k und h die zwei ersten embryonalen Bogen, die fast immer zu Grunde gehen, 1—4 die vier hinteren Bogen. 1′—3′ die zuführenden (1.—3.) Kiemenarterien, 1″—3″ die ausführenden Kiemenarterien. 2 in D und F zweiter linker Arterienbogen, 2′ in D, E und F rechter do ; a b c die Röhren, in welche sich bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren der Truncus arteriosus getheilt hat. ao Aorta, ca Carotis, l Lungenarterie, s (in F) Arterie der linken Vorderextremität, s in B (= st in A und C) Truncus arteriosus.

strang von gallertiger oder knorpeliger Konsistenz, aber aus einem eigenartigen Gewebe gebildet, die Chorda dorsalis, welche bei erwachsenen Cyclostomen, Stören und vielen Haien (sowie in ansehnlichen Resten bei vielen Amphibien und bei Knochenfischen) vorhanden ist; erst nach und nach, während die Wirbel zur Entwicklung gelangen, wird diese Chorda bei Säugethieren und Vögeln stark reduziert; beim Erwachsenen sind nur schwache Spuren von ihr übrig geblieben, nämlich die Gallertkerne der Intervertebralscheiben. Die ursprünglichen Wirbel und die Extremitätenknochen sind bei höheren Wirbelthieren zuerst als Knorpel vorhanden, gleich wie bei verschiedenen niederen Wirbelthieren in erwachsenem Zustande, und verknöchern erst verhältnissmässig spät; ebenso wird der Schädel beim Embryo eines höheren Wirbelthiers zunächst als eine aus wenigen getrennten Stücken durch Verschmelzung entstehende, zusammenhängende Knorpelmasse (Primordialschädel) angelegt, also in einer Form, wie sie uns auch bei erwachsenen Haien entgegentritt; erst später, je nachdem die einzelnen Knochen des Schädels sich zu bilden anfangen, wird der knorpelige Schädel zum grössten Theil reduziert. Stellt man sich vor, dass ein Mensch in den Grundzügen der Anatomie der verschiedenen Wirbelthierklassen orientiert wäre, dagegen von Entwicklungsgeschichte Nichts wüsste. und dass ihm ein sehr junger Embryo eines Vogels oder eines Säugethiers zur Analyse und Bestimmung vorgelegt würde, so würde er ihn wohl zweifellos eher für den Embryo eines Fisches als für denjenigen eines höheren Wirbelthieres halten.

Auch unter den wirbellosen Thieren können analoge Verhältnisse leicht nachgewiesen werden. Nehmen wir z. B. eine Gruppe der Echinodermen, die Seelilien (Crinoideen): einige Formen derselben sind festsitzend und gestielt, wie z. B. die Gattungen Pentacrinus und Rhizocrinus; andere sind ungestielt und freilebend (halb schwimmender, halb kriechender Lebensweise), z. B. die Gattung Comatula; im Ganzen sind jene einfacher, niedriger organisiert, als diese.[2]) Es ist nun eine sehr auffallende Thatsache der Entwicklungsgeschichte, dass die freischwimmende (mittels einer Anzahl von Wimperkränzen sich bewegende) Larve der Comatula sich nicht einfach in die freischwimmende Comatulaform umbildet;

sie setzt sich erst mittels eines sich entwickelnden Stiels fest und ähnelt auch in anderen (anatomischen) Beziehungen den gestielten Formen; erst nachdem sie eine Zeit lang auf diesem sogenannten Pentacrinus-Stadium verharrt hat, löst sie sie sich vom Stiel ab und nimmt die definitive Form an (vergl. hierzu Fig. 125 A—C).

Fig. 125 A—C.

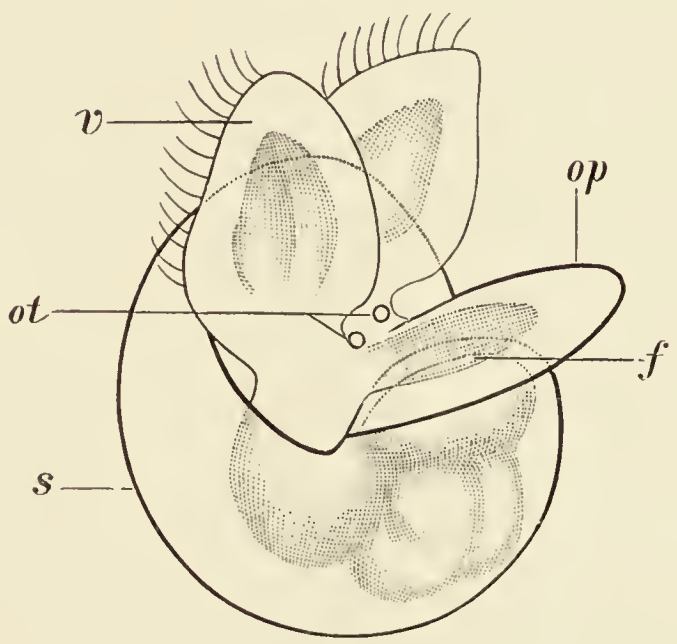
Drei Entwicklungsstadien von Comatula nach Thomson aus Claus (Lehrb. d. Zoologie). A freischwimmende Larve mit vier Wimperkränzen; im Innern Kalkplatten und Stiel angelegt. B jüngeres Pentacrinus-Stadium; ganz unten die Centrodorsalplatte; im Kelch oben die Oralia, unten die Basalia, zwischen diesen und jenen die Radialia. C älteres Pentacrinus-Stadium.

— Noch eines der schlagendsten Beispiele: es giebt bekanntlich eine Gruppe von Meeresschnecken, die vollständig nackt sind, keine Schale haben (Aeolidien, Doriden u. a.); ihre Larven (Fig. 126) schwimmen aber mittels eines zweilappigen, mit sehr kräftigen Cilien

ausgestatteten Segels (Velum) an der Oberfläche des Meeres herum und sind in diesem Zustande mit einer haubenförmigen oder spiralig gedrehten Schale, sowie mit einem Deckel (Operculum) versehen, welche Theile sie später abwerfen; sie gleichen also als Junge eher schalentragenden, als nackten Schnecken und können leichter für Larven von jenen als von diesen gehalten werden.

Schon frühzeitig war man auf Erscheinungen wie die eben besprochenen aufmerksam geworden, und es bildete sich denn auch im Anfang dieses Jahrhunderts die Lehre aus, dass die höheren Formen auf den einzelnen Stufen ihrer individuellen Entwicklung, vom An-

Fig. 126.



Larve einer Aeolidie nach Alder u. Hancock (Brit. nudibr. Moll.). s Larvenschale, f Fuss, v Velum, ot Gehörbläschen, op Operculum.

fang bis zu der definitiven Ausbildung, den bleibenden niederen Formen des Thierreichs entsprechen, dass also die periodischen Verschiedenheiten des höheren Individuums sich auf die Verschiedenheiten der voll ausgebildeten, niederen Thierformen zurückführen lassen, dass somit die individuelle Entwicklung gewissermaassen eine Wiederholung der systematischen Entwicklung sei, welche man durch das Thierreich von unten herauf verfolgen konnte. Gewöhnlich wurde dies in der Weise aufgefasst, dass die Thierformen in einer gerade aufsteigenden Linie angeordnet seien, dass in Uebereinstimmung damit keine niedere Thierform in dem Entwicklungsgang des höheren Typus nicht vertreten sei, und man versuchte schon damals unter

dem Einfluss der damaligen Naturphilosophie der genannten Lehre eine abstammungsgeschichtliche Begründung zu geben.

Ebenso wenig wie diese primitive und schwach begründete Descendenztheorie der alten naturphilosophischen Schule sich der Kritik gegenüber halten konnte, ebenso wenig konnte die damalige Theorie der Embryonalentwicklung aufrecht erhalten werden, und beide Lehren wurden denn auch mit Feinheit und Schärfe von Karl Ernst von Baer in dem ersten Theil seines Hauptwerks „über Entwicklungsgeschichte der Thiere, Beobachtung und Reflexion" angegriffen. Baer hat wohl ebenso viel wie Cuvier zur Verwerfung der damaligen Abstammungslehre beigetragen, und daneben wies er nach, dass keineswegs immer eine Thierform als absolut höher entwickelt als eine andere angesehen werden kann. Wenn man gewöhnlich den Menchen als das höchst entwickelte Thier ansieht, so wird dabei nur auf ein Organsystem, nämlich auf das Centralnervensystem Rücksicht genommen; würde man dagegen die Verdauungsorgane entsprechend berücksichtigen, so müsste man die Wiederkäuer am höchsten stellen, da sie den reichst differenzierten Darmkanal haben, und ebenso sind die Vögel in vielen Beziehungen höher organisiert, als die Säugethiere und können nicht ohne weiters unter diese gestellt werden. In Bezug auf den letzten Punkt schreibt Baer einige kurze Bemerkungen, die durch den klaren, durchsichtigen Inhalt und durch die liebenswürdige, humoristische Form gleich ausgezeichnet sind, und es wird nicht ohne Interesse sein, die Gedanken Baer's durch diese seine eigenen Worte zu erläutern: „Man denke sich nur, die Vögel hätten ihre Entwicklungsgeschichte studiert, und sie wären es, welche nun den Bau des ausgewachsenen Säugethiers und des Menschen untersuchten. Würden nicht ihre physiologischen Lehrbücher Folgendes lehren können? „Jene vier- und zweibeinigen Thiere haben viele Embryonenähnlichkeit, denn ihre Schädelknochen sind getrennt, sie haben keinen Schnabel, wie wir in den fünf oder sechs ersten Tagen der Bebrütung; ihre Extremitäten sind ziemlich gleich unter sich, wie die unsrigen ungefähr ebenso lang; nicht eine einzige wahre Feder sitzt auf ihrem Leibe, sondern nur dünne Federschafte, so dass wir schon im Neste weiter sind, als sie jemals kommen, ihre Knochen sind wenig spröde und enthalten, wie die

unsrigen, in der Jugend gar keine Luft; überhaupt fehlen ihnen die Luftsäcke, und die Lungen sind nicht angewachsen, wie die unsrigen in frühester Zeit; ein Kropf fehlt ihnen ganz; Vormagen und Muskelmagen sind mehr oder weniger in Einen Sack verflossen; lauter Verhältnisse, die bei uns rasch vorüber gehen, und die Nägel sind bei den meisten so ungeschickt breit, wie bei uns vor dem Auskriechen; an der Fähigkeit zu fliegen haben allein die Fledermäuse, die die vollkommensten scheinen, Theil, die übrigen nicht. Und diese Säugethiere, die so lange nach der Geburt ihr Futter nicht selbst suchen können, nie sich frei vom Erdboden erheben, wollen höher organisiert sein als wir?“ “ [3])

Durch diese und ähnliche Betrachtungen bewies Baer auf's klarste, dass zwei Begriffe scharf auseinander gehalten werden müssen, nämlich der Typus und der Grad der Ausbildung (oder die Höhe der Organisation). Der Typus ist durch die gegenseitigen Lagebeziehungen, der Grad der Ausbildung dagegen durch die morphologische und histologische Sonderung bestimmt, und innerhalb eines jeden Haupttypus und Untertypus haben wir höher und niedriger ausgebildete Formen. Es verdient hervorgehoben zu werden, dass diese Dinge, die uns heutzutage so einfach und einleuchtend vorkommen, vor der Zeit Baer's nicht klar gestellt waren, und dass vor allen Anderen Ihm die Ehre zukommt, die hierhergehörigen scharfen und zutreffenden Begriffsbestimmungen eingeführt zu haben. Die diese Gegenstände behandelnden Abschnitte von Baer's Werk werden ewig jung bleiben und sollten von Jedem, der sich eingehender mit Embryologie beschäftigt, gelesen werden.

Bei Anwendung der Typenlehre auf die Entwicklungsgeschichte kam nun Baer zu dem Resultat, dass die für eine grössere Thiergruppe gemeinsamen oder allgemeinen Eigenschaften früher beim Embryo kenntlich werden, als die für eine kleinere Thiergruppe gemeinsamen oder besonderen Eigenschaften: ein Säugethierembryo z. B. giebt früher seine Wirbelthiernatur, als seine Säugethiernatur in seiner Organisation kund. Untersucht man daher den verschiedenen Wirbelthierklassen angehörige Embryonen, so findet man desto grössere Uebereinstimmungen zwischen ihnen, je weiter man in der Entwicklung zurückgeht; der Embryo eines höheren Thieres ähnelt nicht

so sehr einer anderen, fertig ausgebildeten, niederen Thierform, als vielmehr deren Embryo: der Embryo eines Säugethiers z. B. hat noch viel mehr Aehnlichkeit mit einem Fischembryo, als mit einem erwachsenen Fisch. Auch diese Betrachtung ist im Wesentlichen ganz richtig.

Nichts destoweniger betrachtet man doch heutzutage die Sache wieder von einer anderen Seite. Anstatt der alten, schwach begründeten Abstammungslehre hat ja in neuerer Zeit eine Descendenztheorie sich Bahn gebrochen, welche die biologischen Wissenschaften durchsäuert hat, ihnen in Fleisch und Blut übergegangen ist. Bekanntlich ist es Darwin, der durch seine durch 30 Jahre fortgesetzte Arbeit die Begründung der Abstammungslehre in einer bewunderungswürdigen Weise vertieft hat. Was für Ursachen es sind, welche die Umbildungen der Arten bewirken, ob „innere“ oder „äussere“ oder beide zugleich, darüber herrscht noch keine Einigkeit, und wenn öfters unter Laien angeführt wird, dass unter den Naturforschern über die Richtigkeit des „Darwinismus“ noch heutzutage gestritten werde, so gilt dies nur für den zweiten Theil des „Darwinismus“, nämlich für die Selektionstheorie oder die Lehre von der natürlichen Zuchtwahl als Ursache der Umbildung der Arten. In Bezug auf die Descendenztheorie in ihrer Allgemeinheit ist dagegen in den 36 Jahren, die seit der Veröffentlichung der Schrift Darwin's über die Entstehung der Arten verflossen sind, eine immer schönere Einigkeit zu Stande gekommen. Mit Recht sagt Nägeli: „Die Abstammungslehre beruht, im Gegensatz zur Schöpfungslehre, als allgemeine Wahrheit selbst auf dem allgemeinsten mechanischen Princip, auf dem Causalgesetz oder dem Gesetz der Erhaltung von Kraft und Stoff. Die Entstehung der organischen Welt aus der unorganischen ist eine Gewissheit, sofern alles in der endlichen Welt nach Ursache und Wirkung zusammenhängt, und somit auf natürlichem Wege zu Stande kommt. Wie ferner jedes Zusammengesetzte auf natürlichem Wege nur aus dem nächst Einfacheren entstehen kann, so kann auch das zusammengesetzte Organische nur aus dem einfacheren Organischen hervorgehen, und dies um so gewisser, als alle zusammengesetzteren oder sogenannt höheren Organismen in ihren ersten Entwicklungsstadien für sich allein nicht existenzfähig

sind, sondern einen mütterlichen, die Ernährung besorgenden Organismus voraussetzen. Es vermögen daher nur die allereinfachsten und niedrigsten Organismen sich unmittelbar aus dem Unorganischen zu gestalten, und alle übrigen müssen in allmählicher Stufenfolge aus ihnen sich entwickeln.“ [4])

Wir können indessen nicht bei der Descendenztheorie im Allgemeinen verweilen; es handelt sich ja hier nur um einen einzelnen Punkt der Anwendung derselben, nämlich um die Weise, in welcher die oben genannte Gruppe entwicklungsgeschichtlicher Thatsachen von dieser Lehre beleuchtet wird. Nehmen wir also wieder das erste der oben angeführten Beispiele vor: die Entwicklung der höheren Wirbelthiere. Es kann kein Zweifel darüber sein, dass die lungenathmenden Wirbelthiere von kiemenathmenden herstammen, von Formen, die wahrscheinlich ähnlich gewissen Fischen der Jetztzeit organisiert waren; dieses wird in den grösseren Zügen vorzüglich durch die Palaeontologie demonstriert, indem man in den ältesten, Versteinerungen führenden Erdschichten nur Fische findet; erst in einer späteren Erdperiode sind bekanntlich die lungenathmenden Wirbelthiere aufgetreten. Die Stammformen der höheren Wirbelthiere hatten also Kiemenbogen und Kiemenspalten mit Kiemen und eine entsprechende Anordnung des centralen Gefässsystems; anstatt der Wirbelsäule hatten sie eine Chorda dorsalis; ihr Schädel war nicht aus Knochen zusammengesetzt, sondern bestand aus einer zusammenhängenden Knorpelmasse. In Bezug hierauf ähneln also, wie ersichtlich, die Embryonen der höheren Wirbelthiere in frühen Stadien den Stammformen, und diese Aehnlichkeit ist keineswegs auf einzelne Organsysteme beschränkt, sondern wiederholt sich in der ganzen Organisation; beispielsweise sei noch angeführt, dass das embryonale Gehirn eines Säugethieres in einem frühen Stadium weit grössere Aehnlichkeit mit einem Fischgehirn, als mit dem fertig gebildeten Säugethierhirn aufweist; endlich finden sich bei Embryonen der höheren Wirbelthiere, lange bevor die bleibenden Nieren entwickelt sind, die sogenannten Urnieren, welche den fungierenden Nieren (oder dem grössten Theil derselben) bei niederen Wirbelthieren (Fischen und Amphibien) homolog sind; sie werden später rückgebildet und für andere Zwecke verwendet (gehen in den Genital-

apparat ein), wenn die bleibenden Nieren sich entwickeln. — Und was nun das zweite der angeführten Beispiele, die Crinoideen betrifft, welche Formen derselben sind wohl die ältesten? Ganz zweifellos die gestielten Formen; nur diese lassen sich bis in die Triasformation hinunter verfolgen, während die ungestielten hauptsächlich in den tertiären Schichten (einzelne Formen jedoch auch im Jura) auftreten. Es ist somit der Palaeontologie zu Folge sehr wahrscheinlich, dass die freilebenden Formen von festsitzenden abstammen, und die Resultate, die durch die vergleichende Anatomie gewonnen wurden, stimmen sehr gut hiermit überein. Auch hier ist die Stammform sozusagen in einer Phase der individuellen Entwicklung der jüngeren Form wiederholt, und die Aehnlichkeit beschränkt sich nicht auf einzelne Organisationsverhältnisse (Existenz des Stieles), sondern wiederholt sich auch in den übrigen anatomischen und morphologischen Verhältnissen. Was in dieser Hinsicht am meisten auffällt, ist die Existenz der interradialen, den Mund umgebenden Kalkplatten, die sogenannten Oralplatten; diese finden sich bei einer Menge fossiler Stielcrinoideen und noch bei einer vereinzelten jetzigen Form (Rhizocrinus) im erwachsenen Zustande. Bei Comatula werden sie in ganz entsprechender Anordnung angelegt und sind in Fig. 125 B sichtbar; sie werden hier aber später von den Radialplatten umwachsen und sind bei der erwachsenen Comatula verschwunden.

Diese Beispiele beweisen in hinreichender Weise, dass sich in der individuellen Entwicklungsgeschichte gewissermaassen ein Bild der genealogischen oder phylogenetischen Entwicklung erkennen lässt. Dieses Bild ist jedoch nicht völlig korrekt; es ist verzerrt; es ist sozusagen nicht im Planspiegel, sondern im Hohlspiegel gespiegelt. Beispielsweise entwickeln sich ja allerdings bei den Embryonen höherer Wirbelthiere Kiemenbogen und Kiemenspalten, aber es wachsen keine Kiemen an den Bogen hervor, und diese müssen doch nothwendiger Weise bei den Vorfahren vorhanden gewesen sein. Die Aehnlichkeit ist also keine ganz vollständige, und in vielen Fällen ist sie noch viel mehr verwischt, als in dem eben angeführten.

Wie erklärt nun die Descendenztheorie alle diese Thatsachen? In der einzig möglichen Weise: als das Resultat einer unendlich lange sich fortsetzenden Wechselwirkung zwischen den zwei Hauptfaktoren

der Bildungsgeschichte der organischen Welt: der Erblichkeit und der Variation. Ein Organismus erbt von seinen Eltern nicht bloss die fertige Form, sondern auch dieselbe Entwicklungsweise. Und die Faktoren, welche die Umbildungen bedingen, es seien nun äussere oder innere oder beide zugleich, sind selbstverständlich in ihrem Wirken nicht nur auf den fertigen Organismus beschränkt; sie wirken ebenso gut auf jeder Stufe der Entwicklung. Man denke sich nun, dass die genannten zwei Faktoren zu jedem Zeitpunkt durch eine grosse Anzahl von Generationen einander entgegen wirken, und es wird einleuchten, dass die erblichen Eigenschaften, sowohl was Bau, als was Entwicklung betrifft, nicht in ihrer vollständigen Reinheit bestehen bleiben können, sondern sich mehr oder weniger verwischen müssen. Und deshalb ist es in der Embryologie eine Hauptaufgabe geworden: zu unterscheiden, welche Erscheinung auf Erblichkeit und welche auf Variation beruht, wenn auf eine bestimmte Stammform Bezug genommen wird; und wenn wir wieder das oben angeführte Beispiel heranziehen, kann mit Sicherheit behauptet werden, dass die Existenz von Kiemenbogen und Kiemenspalten bei den Embryonen höherer Wirbelthiere auf Erblichkeit, dass dagegen der Mangel der Kiemen auf Variation beruht, mit Rücksicht auf die alte, kiemenathmende Stammform; die Kiemen kamen in Wegfall, weil die Funktion der Athmung von anderen Theilen des Embryos übernommen wurde. In Bezug auf diese Verhältnisse herrschen ausserordentlich grosse Verschiedenheiten zwischen den verschiedenen Thierformen: bei einigen lässt die phylogenetische Entwicklung, so wie sie von der Palaeontologie demonstriert wird, sich auch sehr hübsch in der individuellen Entwicklung nachweisen; bei anderen Formen dagegen ist sie vollkommen unkenntlich geworden.

Dem im Vorhergehenden Gesagten zufolge kann leicht eingesehen werden, dass in solchen Fällen, wo die Palaeontologie uns ganz im Stiche lässt, die Embryologie ein stammesgeschichtliches Kriterium ersten Ranges werden kann. Um dieses darzuthun, kann sehr passend das dritte der oben angeführten Beispiele wieder herangezogen werden: die Entwicklung der Nacktschnecken des Meeres (Nudibranchien). Die Palaeontologie der Schnecken lässt uns im Ungewissen darüber, ob die nackten oder schalentragenden Formen

die ältesten sind; wir wissen nur, dass einige der schalentragenden Formen ein sehr hohes Alter haben, indem mit den jetztlebenden recht nahverwandte Formen schon in palaeozoischen Formationen auftreten; von den Nacktschnecken dagegen findet man keine fossilen Reste, da sie eben nicht Schalen besassen, die bewahrt werden konnten. Vergleicht man nun aber die Entwicklungsgeschichte der Nacktschnecken mit jener der freilebenden Crinoideen und der höheren Wirbelthiere, so wird die einzige rationelle Deutung der kurz dauernden Existenz einer Larvenschale diese sein, dass die Nacktschnecken von schalentragenden abstammen müssen, und zu eben demselben Ergebniss hat auch die vergleichende Anatomie geführt.[5])

Es sei nun noch kurz darauf hingewiesen, welche Bedeutung die Descendenztheorie mit Rücksicht auf die Deutung der allerersten, allgemeinsten Entwicklungserscheinungen des thierischen Eies gewinnt. Es wurde oben auseinandergesetzt, dass das Ei und das Spermatozoon zweien conjugierenden einzelligen Organismen gleichzustellen sind. Darwin hat nun den Satz begründet, dass alle mehrzelligen Organismen aus einzelligen abzuleiten sind und gegen diese These ist bis jetzt kein ernsthafter Einwand erhoben worden. Hält man nun daran fest, so ist es leicht verständlich, was der Furchungsprozess in phylogenetischer Hinsicht für eine Bedeutung hat: er ist eine Wiederholung der Entwicklung des einzelligen zu dem mehrzelligen Organismus. Und auch der nächste Vorgang, die Bildung der Keimblätter, ist von der allgemeinsten Bedeutung. Die Keimblätter waren ja bei allen Metazoën homolog, und dieses bedeutet im Sinne der Descendenztheorie nichts Anderes, als dass die Keimblätter von einer gemeinsamen Stammform, die eben nur aus diesen zwei Blättern (als fungierenden Organen) bestand, vererbt sind; dass solche Organismen wirklich existenzfähig sind, wird auch noch heutzutage namentlich durch die Hydroidpolypen erwiesen. Diese Thiere haben ja nur zwei Fundamentalorgane, die Haut und den Darm, in der Form zweier Epithelien, und es ist ein für die allgemeine Physiologie recht befriedigendes Resultat, dass gerade jene die ersten Primitivorgane sind: wenn erst eine deckende Haut und eine resorbierende Zellschicht vorhanden sind, dann können später alle die übrigen Theile: die Organe des Blutumlaufs, der Absonde-

rung, der Nerventhätigkeit u. s. w. hinzukommen. — Endlich wurde ja im Vorhergehenden ausführlich erörtert, dass es nicht möglich war, alle die verschiedenen Bildungsweisen des von vielen Autoren noch konventionell festgehaltenen „mittleren Keimblatts“ unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu sammeln, und dieses bedeutet im Sinne der Descendenztheorie, dass das, was als „mittleres Keimblatt“ bei verschiedenen Thierformen bezeichnet wird, in verschiedener Weise entstanden und nicht von einer gemeinsamen Stammform ererbt ist.

Endlich erhalten eine Menge Thatsachen der „Substitution der Organe“ und des „Funktionswechsels“ während der Entwicklung des Embryos durch richtige Anwendung der Descendenztheorie ihre Erklärung. Wenn z. B. der knorpelige Schädel in der Entwicklung der höheren Wirbelthiere durch einen knöchernen ersetzt oder substituiert wird, so ist ja, wie oben erwähnt, dies eine Folge davon, dass der knorpelige Schädel bei den Vorfahren der höheren Wirbelthiere allein vorhanden war und erst später durch den phylogenetisch jüngeren knöchernen Schädel ersetzt und dadurch überflüssig gemacht wurde. Und um nur ein einzelnes Beispiel aus dem reichen Kapitel des Funktionswechsels herauszugreifen: wenn die Urnieren bei den höheren Wirbelthieren zuerst exkretorische Organe sind und später in den Geschlechtsapparat (beim ♂ als leitende Theile) eingehen, so ist dieser Funktionswechsel eine Wiederholung eines Vorgangs, der sich in der Stammesgeschichte abgespielt hat. Die Niere der Amphibien ist der Urniere der höheren Wirbelthiere gleichzustellen; sie fungiert bei jenen als Exkretionsapparat, und zugleich wird beim ♂ der Samen von den Hoden durch die Niere in den Harn-Samenleiter überführt.

Anmerkungen

[1]) Nach His (Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1881) und Anderen sollen die Kiemenspalten bei Vögeln und Säugethieren nicht vollständige Durchbrechungen sein; in jeder Spalte sollen nur das Ektoderm und das ausgestülpte Entoderm sich dicht an einander legen, eine dünne, häutige „Verschlussplatte“

bildend. Dieses ändert doch, wie His selbst zugiebt, nichts an der morphologischen Bedeutung dieser Gebilde. Ueberdies wird die Richtigkeit dieser Angaben von anderen Autoren bestritten.

[2]) Vergl. H. Ludwig, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28—29, 1877—1878.

[3]) K. E. v. Baer, über Entwicklungsgeschichte der Thiere, Bd. 1. 1828. S. 203—204.

[4]) C. v. Naegeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1883, S. 9.

[5]) Der von H. v. Ihering (Vergl. Anat. des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877) gemachte Versuch, gewisse Nudibranchien (namentlich die Gattung Tethys) als Urtypus und Ausgangform für eine Abtheilung der Mollusken („Platycochliden“ oder „Platymalakia“) aufzustellen, ist gänzlich misslungen und unhaltbar, zum Theil auf mangelhafte anatomische Beobachtungen basiert. Durch seine ausgedehnten Erfahrungen über die Anatomie dieser Thiere ist mein Vater, im Gegensatz zu v. Ihering, zu dem im Texte angegebenen, von der Entwicklungsgeschichte bestätigten Resultat gekommen.

XVII

Kurzer Abriss der Geschichte der Embryologie

Die Thatsache, dass die Fortpflanzung der Thiere allgemein durch Eier stattfindet, ist erst in verhältnissmässig später Zeit erkannt worden. Bis Mitte des 17. Jahrhunderts glaubte man, dass die Thiere nur zum Theil sich aus Eiern, z. Th. dagegen aus Samen, z. Th. endlich durch Urzeugung (generatio aequivoca) aus faulenden Stoffen entwickelten; letzteres habe besonders für zahlreiche niedere Organismen volle Geltung. Erst Harvey kam (1651) durch eingehende Forschungen zu dem Ergebniss, dass die Eier bei allen Thieren (und Pflanzen) die ursprünglichen Anlagen darstellen, aus denen sich die fertigen Formen entwickeln; er wies die ganz jungen Keimblasen der Säugethiere im Uterus nach, deutete sie als Eier und liess sie aus dem Uterus entstehen; erst Regner de Graaf (1672) behauptete die Bildung der Eier im Ovarium, hielt jedoch die nach ihm benannten Follikel für die Eier; das wirkliche Ei der Säugethiere wurde ja erst, wie oben erwähnt, von Karl Ernst von Baer (1827) entdeckt.

Ueber die Weise, in der nun der Embryo sich aus dem Ei entwickelt, hatte man in früherer Zeit auch ganz andere Vorstellungen, als heutzutage. Jetzt sieht man gewöhnlich — von den modernen Evolutionisten oder Naturphilosophen wird hier abgesehen — das Ei als ein relativ einfach organisiertes Gebilde an, aus dem sich unter immer zunehmender Organisationsmannigfaltigkeit der Embryo und das fertige Thier entwickelt; diese Grunderscheinung erscheint uns heutzutage so einfach, so alltäglich, dass es Demjenigen, der es nicht anders weiss, kaum einfallen würde, dass daran jemals gezweifelt worden sei. Man nehme z. B. ein befruchtetes Hühnerei;

darin kann noch nicht die Anlage irgend eines besonderen Theils des Hühnchens erkannt werden, und man kann mit Leichtigkeit durch die verschiedenen Stadien die bedeutungsvollsten Umbildungen, durch welche der Embryo und dessen einzelne Theile entstehen, verfolgen. Aber diese einfache Erfahrung war den Forschern in früherer Zeit nicht einleuchtend; sie ist im Gegentheil erst in einer relativ späteren Zeit zum Durchbruch gelangt und hat erst noch später allgemeine Anerkennung gewonnen. In dem 17. und 18. Jahrhundert waren ganz andere Vorstellungen herrschend, ja fast alleinherrschend, nämlich eine Lehre, die mit einem Worte als die Prädelineationstheorie bezeichnet werden kann. Diese Theorie muss in Kürze erwähnt werden, da sie in der damaligen Auffassung der Naturerscheinungen eine grosse Rolle gespielt hat.

Die Prädelineationstheorie hängt mit einer damaligen philosophischen Lehre genau zusammen, nämlich mit derjenigen, dass es nur wegen der Mangelhaftigkeit unserer Sinne ein Werden zu geben scheine, während es in der Realität nur ein Sein, kein Werden gäbe. Wenn also ein Organismus aus einer einfachen Anlage durch eine Reihe allmählicher Umbildungen zu entstehen scheint, so sei dies eben nur ein Schein; in der Realität seien alle die späteren Theile des Organismus im befruchteten Eie vorgebildet; nur seien sie in diesem Zustande unsichtbar, und den Grund dieser Unsichtbarkeit suchte man theils in ihrer Kleinheit, theils in ihrer Durchsichtigkeit. Bei der Entwicklung fände also nicht ein wirkliches Werden oder Entstehen, sondern nur ein Wachsthum und eine „Auswickelung“ (Evolution) aus verschiedenen Hüllen statt, in welchen die fertige Form eingekapselt liege. Das schien ja in einigen Fällen sehr deutlich zu sein: so hatte man beobachtet, wie die junge Pflanze innerhalb der Samenschale mit ihren verschiedenen Theilen, Keimblättern, Keimwurzeln und Keimstengeln eingekapselt liegt; man kannte auch die Erscheinung, wie das Insekt innerhalb seiner Puppenhaut fertig gebildet liegt; solche Thatsachen bewiesen ja, wie man meinte, die Sache vollständig. Dabei nahm man aber natürlich gar keine Rücksicht auf die höchst bedeutungsvollen Umbildungen, welche das Insekt, resp. die Pflanze durchgemacht haben, bevor sie so weit entwickelt sind; man hielt sich nur an die erwähnten, isolierten Erschei-

nungen und verallgemeinerte diese sehr konsequent; ja man ging in der Verfolgung des Prinzips so weit, dass die Existenz des Barts bei neugeborenen Knaben und des Geweihs bei dem ganz jungen Hirsch postuliert wurde, trotzdem keins von beiden erkennbar war. Und man ging noch weiter in der Verfolgung des Gedankens. Als Konsequenz der Prädelineationslehre stellt sich unwillkürlich die Frage ein: wo befand sich vor der Befruchtung des Eies der schon fertig angelegte Organismus? und hier theilen sich die Prädelineationstheoretiker in zwei Gruppen, nämlich in Ovisten oder Evolutionisten (so z. B. Malpighi), welche meinten, dass jene Anlage schon in dem unbefruchteten Ei befindlich sei, und andererseits in Animalculisten oder Praeformationstheoretiker (so z. B. Leeuwenhoek), welche behaupteten, dass die Anlage des Organismus im Spermatozoon praeformiert sei; von phantasiereichen Beobachtern wurden die Spermatozoën mit Armen und Beinen dargestellt. Und man ging sogar noch weiter zurück: zu einem gewissen Zeitpunkt müssen ja nach der Theorie die Kinder im väterlichen, resp. mütterlichen — je nach dem eingenommenen Standpunkt — Organismus enthalten sein, und dies kann von einer Generation auf die weiter zurückliegenden ausgedehnt werden; so kommt man denn der unter den Naturforschern der damaligen Zeit allgemein verbreiteten Schöpfungshypothese zufolge auf Adam und Eva zurück, und einer der hervorragendsten Forscher jener Zeit, Albr. von Haller versuchte geradezu die Anzahl der gleichzeitig erschaffenen und in die Ovarien der Eva (resp. in die Hoden des Adam) eingekapselten Menschen zu berechnen. Indem er das Bestehen der Erde bis zu seiner Zeit auf ca. 6000 Jahre, das durchschnittliche Lebensalter der Menschen auf 30 Jahre, und die Anzahl gleichzeitig lebender Menschen auf 1000 Millionen ansetzt, berechnet er die Zahl der erschaffenen und eingeschachtelten Menschen auf 200000 Millionen als Minimum. Eine wie grosse Rolle überhaupt die religiösen Vorstellungen in der damaligen Naturbetrachtung spielten, geht auch daraus hervor, dass Haller in einem Brief an C. F. Wolff diesem vorhielt, dass seine Epigenesislehre (vergl. unten) für die Religion gefährlich werden könnte.

Der Mann, der zuerst energisch gegen diese eigenthümlichen Vorstellungen der Praedelineationstheorie auftrat und damit den Grund zu der wissenschaftlichen Embryologie legte, war Caspar Friedrich Wolff, geb. 1733, gest. 1794. Dieser grosse Forscher veröffentlichte 1759, also nur 26 Jahre alt, eine Doctordissertation, „Theoria Generationis“ betitelt, eins der bedeutendsten Bücher, die auf dem Gebiete der Naturgeschichte geschrieben sind. Der Weg, der von Wolff in dieser Schrift eingeschlagen wurde, war nicht derjenige der unfruchtbaren Spekulation, sondern derjenige der Beobachtung. Er hatte eine Reihe — soweit die damaligen Untersuchungsmittel es erlaubten — höchst genauer Untersuchungen, theils über die Keimung der Pflanzen und zwar namentlich über die Bildung des Blattes, theils über die Entwicklung des Hühnchens im Ei angestellt, und hatte dadurch die feste Vorstellung gewonnen, dass die Praedelineationslehre eine den thatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechende Vorstellung sei; er hatte eingesehen, dass der Organismus keineswegs fertig gebildet im Ei vorhanden ist, sondern dass er im Gegentheil aus einer kleinen, blattartigen Anlage durch eine Reihe merkwürdiger Umbildungen, welche er Schritt für Schritt verfolgen konnte, entsteht; er fand auch, dass die einzelnen Organe keineswegs gleichzeitig entstehen (wie es die Praedelineationslehre verlangen musste), sondern dass z. B. das Centralnervensystem viel früher als das Herz sich bildet. In einem späteren Buche (De formatione intestinorum. 1768—1769) wies Wolff in Bezug auf die Bildung des Darmes nach, dass dieses Organ (beim Hühnchen) ursprünglich die Form eines flach ausgebreiteten Blattes hat, welches sich später rinnenförmig emporhebt und endlich zu einem Rohr sich zusammenschliesst, und dass die äusseren Oeffnungen, Mund und After, erst sehr spät gebildet werden. Wolff erkannte noch viele Verhältnisse von der allergrössten Bedeutung, so z. B. die Metamorphose des Blattes im Pflanzenreich und die Zusammensetzung des Thierkörpers aus kleinen Elementartheilen (den Zellen); doch kann darauf an dieser Stelle nicht eingegangen werden. Es muss nur noch einmal präcisiert werden, was es eigentlich war, wodurch sich Wolff so scharf von seinen Vorgängern unterschied. Diese sagten: wir sehen zwar nicht das Ding, aber es ist da, es muss da sein.

Wolff dagegegen hielt an dem Gesehenen fest, und indem er sah, wie in dem Ei ganz allmählich durch eine grosse Summe kleiner Aenderungen ein Organismus entsteht, proklamierte er: es giebt ein Werden, eine Entwicklung. Est Epigenesis. Und indem er die Existenz einer wirklichen Entwicklung behauptete und den Nachweis derselben im Einzelnen zu liefern anfing, wurde er der eigentliche Schöpfer der Embryologie.

Wie es mit vielen anderen wissenschaftlichen Entdeckungen ging, so geschah es auch mit Wolff's Lehre oder der Epigenesislehre, wie sie genannt wird: sie vermochte erst sehr lange, nachdem sie aufgestellt worden war, ja erst nachdem ihr Urheber gestorben war, durchzudringen. Bezeichnend ist es in dieser Hinsicht, dass Wolff in Preussen und zwar in seiner Vaterstadt Berlin keine Stelle erhalten konnte, und dass er schliesslich eine Stelle als Akademiker in St. Petersburg annehmen musste, wo er bis zu seinem Tode verblieb. Erst in diesem Jahrhundert kam seine Lehre zu ihrem vollen Recht, nachdem zunächst Meckel sein Buch über die Bildung des Darmkanals in's Deutsche übersetzt hatte (1812), und nachdem andere bedeutende Forscher, zuerst Pander und dann vor allen Anderen Karl Ernst von Baer (geb. 1792, gest. 1876) den von ihm eingeschlagenen Weg weiter verfolgten.[1])

Durch die Thätigkeit der letztgenannten zwei Männer wurde nun die Epigenesislehre vollständig durchgeführt, und die Reihe der Umbildungen, welche der Keim durchmacht, wurde mit einer viel grösseren Vollständigkeit und Genauigkeit, als man sie früher gehabt hatte, bekannt; vor allem wurde im Laufe von kurzer Zeit ein sehr grosses Material embryologischer Thatsachen zu Tage gefördert. Unter diesen neuen Entdeckungen war die unbedingt wichtigste die Lehre von den Keimblättern oder von den den jungen Embryo zusammensetzenden Schichten. Pander war der erste, der (1817) mit Bestimmtheit aussprach, dass eine der frühesten Erscheinungen, die sich am Hühnerei bemerkbar machen, eine Spaltung der Keimscheibe in mehrere Schichten oder Blätter ist, deren jedes seine bestimmte Bedeutung für die Entwicklung bestimmter Organe oder Organtheile hat, und mit grösserer Ausführlichkeit und Genauigkeit wies v. Baer die wichtigsten Umbilduugen, die mit

diesen Blättern stattfinden, nach. Diese Keimblätterlehre hat ja, wie sich später herausgestellt hat, eine weit umfassendere Bedeutung und Tragweite, als man ursprünglich vorraussetzen durfte. — Zugleich hat v. Baer das Verdienst, zur Klärung allgemeiner entwicklungsgeschichtlicher Begriffe in einem Umfang wie kein Anderer weder vor noch nach ihm beigetragen zu haben. So unterschied er drei verschiedene Arten von Differenzierung während der Entwicklung eines jeglichen Organismus: 1. die primäre Sonderung, die etwa dem entspricht, was wir heute Furchung und Keimblätterbildung nennen; 2. die histologische Sonderung oder die Entwicklung der Gewebe; 3. die morphologische Sonderung oder die Entwicklung der äusseren Form und der einzelnen Organe und Systeme. Diese Eintheilung ist sehr natürlich und hat noch heutzutage ihre Bedeutung. Ferner beschränkte v. Baer sich nicht (so wie Wolff und Pander) auf die Entwicklung des Hühnchens; auch er benutzte zwar diesen Typus als sein Hauptobjekt, aber er versuchte zugleich auf Grundlage der reicheren Erfahrungen das vorliegende Material zur Entwicklung der Wirbelthiere und der wirbellosen Thiere zusammen zu bearbeiten; v. Baer wurde dadurch der Schöpfer der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, und er gab der Typenlehre ihre genetische Begründung; was Cuvier für die vergleichende Anatomie war, das war v. Baer für die Entwicklungsgeschichte. Er wurde durch seine allgemeinen Betrachtungen zu der Aufstellung von vier Haupttypen der Entwicklung, den vier damals angenommenen Haupttypen der Organisation entsprechend, geführt: 1. die strahlenförmige, 2. die gewundene. 3. die symmetrische, 4. die doppeltsymmetrische oder bigeminale Entwicklung, resp. für die Strahlenthiere, Mollusken, Gliederthiere und Wirbelthiere eigenthümlich. Diese Eintheilung ist allerdings schon lange als unhaltbar aufgegeben, aber das Verdienst, die erste Ordnung der embryologischen Thatsachen versucht zu haben, wird doch immer ein bedeutendes bleiben. — Auch in anderen Beziehungen haben die allgemeinen Betrachtungen v. Baer's eine ebenso grosse Bedeutung gehabt, wie in Bezug auf die Begründung der Typenlehre, mit welcher sie übrigens in nahem Zusammenhang stehen; auf einen Theil derselben wurde im vorhergehenden Kapitel verwiesen. Mit Recht schreibt v. Köl-

liker über v. Baer's Arbeiten, dass sie „unbedingt als das Beste bezeichnet werden dürfen, was die embryologische Litteratur aller Zeiten und Völker aufzuweisen hat".[2])

Etwa gleichzeitig mit v. Baer war noch ein anderer grosser Forscher, Heinrich Rathke aufgetreten, dem man eine Reihe wichtiger Entdeckungen, u. a. diejenige des Vorkommens der Kiemenbogen und Kiemenspalten bei den Embryonen der höheren Wirbelthiere verdankt. Erst durch die Thätigkeit dieser Männer kam die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte zum allgemeinen Bewusstsein der Naturforscher; man sah ein, dass die Entwicklungsgeschichte, wie v. Baer gesagt hatte, „der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper" ist. Zahlreiche Forscher fingen bald an, die Embryologie der Wirbelthiere in allen ihren Einzelheiten zu untersuchen, während aus der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts nur wenige gründliche Untersuchungen über die Entwicklung wirbelloser Thiere vorliegen; unter diesen seien genannt: Rathke's Arbeit über die Embryologie des Flusskrebses (1829), v. Kölliker's über die Entwicklung der Tintenfische (1844) und Lovén's über diejenige der Muscheln (1848). In diese Zeit fallen auch die wichtigen Entdeckungen von M. Sars über die Fortpflanzung und Entwicklung zahlreicher Meeresthiere, und Steenstrup übte durch seine Schrift über den Generationswechsel einen bedeutenden Einfluss auf die Lehre von der Fortpflanzung und von der cyclischen Entwicklung aus. Bald fingen auch Johannes Müller und dessen Schüler an, die merkwürdigen Vorgänge bei der Metamorphose vieler niederer Seethiere, namentlich der Echinodermen zu untersuchen. Dieses bis dahin gänzlich vernachlässigte Feld wurde bald von Joh. Müller in dem Maasse durchgearbeitet, dass eine vortreffliche Grundlage für weitere Forschungen geschaffen war. — Als ein Phänomen der allgemeinsten Bedeutung, dessen Entdeckung auch in die erste Hälfte dieses Jahrhunderts fällt, muss der Furchungsprozess des Eies genannt werden. Derselbe (der totale Furchungsmodus) wurde zum ersten Male am Froschei von Prévost und Dumas (1824) beobachtet; die nähere Untersuchung des Vorgangs wurde bald von v. Baer und von Rusconi ausgeführt, und sein allgemeines Vorkommen im Thier-

reich allmählich nachgewiesen; die partielle Furchung wurde von Rusconi am Ei der Knochenfische entdeckt.

Von allergrösstem Einfluss auf die Entwicklung der Embryologie musste natürlich die grossartige histologische Reform werden, welche Th. Schwann (1839) durch seine Zellenlehre schuf. Nachdem die Untersuchungen und Theorien von Schwann zu allgemeiner Kenntniss gelangt waren, lag die Frage nämlich nicht fern: in welcher Beziehung steht das thierische Ei zur Zellenlehre? und wiederum: in welcher Weise entstehen aus dem Ei die Zellen, aus welchen sich der Körper zusammensetzt? und bald waren mehrere bedeutende Forscher mit der Lösung dieser Probleme beschäftigt. Bekanntlich hatte Schwann selbst angenommen, dass die Zellen spontan in einer Interzellularsubstanz entstehen könnten; aber dies stellte sich als ein Irrthum heraus; die eben genannten Fragen wurden in viel einfacherer Weise gelöst. Es wurde nachgewiesen, dass das Ei selbst eine Zelle ist, ferner dass die Furchungskugeln Zellen sind, welche durch die Theilung der Eizelle entstehen, und dass die definitiven Zellen des Organismus aus jenen durch fortgesetzte Theilungen entstehen. Der Forscher, der mehr als jeder Andere zu dieser Erkenntniss beigetragen hat, und der dadurch den Grund zum histogenetischen Theil der Embryologie legte, war Robert Remak, der (1850—1854) eine umfassende Untersuchung über die Entwicklung der Wirbelthiere, besonders des Hühnchens und des Frosches lieferte.

Ueberblickt man nun den Stand der embryologischen Kenntnisse vor etwa 30 Jahren, so ist es im hohen Grade auffallend, wie mangelhaft die Kenntniss der Entwicklung der wirbellosen Thiere war, im Vergleich zu den Erfahrungen, die man über die Wirbelthiere hatte; es ist dieses ganz natürlich, erstens weil die Wirbelthiere sich immer wegen ihrer näheren Verwandtschaft mit dem Menschen eine grössere Aufmerksamkeit zugezogen haben, und zweitens, weil ihre Eier und Jungen den damaligen Untersuchungsmethoden zugänglicher, als die Embryonen wirbelloser Thiere waren. Während man zu dem genannten Zeitpunkt schon die Existenz der Keimblätter bei den Wirbelthier-Embryonen kannte und über die Bildung der Organe

aus jenen relativ eingehende Erfahrungen hatte, sodass schon allgemeine Sätze hierüber aufgestellt wurden, so war dagegen das, was man über die Embryologie wirbelloser Thiere wusste, so zerstreut und mangelhaft, dass kein allgemeines Bild der Entwicklung derselben gegeben werden konnte; ob Keimblätter in ihrer Entwicklung auftreten oder nicht, wusste man nicht einmal. Während das anatomische Verständniss, auch der wirbellosen Typen, immer besser geworden war, und das System zahlreiche Verbesserungen erfahren hatte — beispielsweise sei die Sonderung der Coelenteraten und Echinodermen als selbstständige Haupttypen durch R. Leuckart genannt — so war es doch immer noch unmöglich, sich einen zusammenfassenden Ueberblick über die Embryologie der Wirbellosen zu verschaffen. Erst in den letzten drei Dezennien sind die Kenntnisse auch auf diesem Gebiete mächtig angewachsen, und es waren zunächst zwei bedeutende russische Forscher, Elias Metschnikoff und Alexander Kowalevsky, welche den Anstoss zu der jetzt vorliegenden grossen Reihe von embryologischen Untersuchungen über die Wirbellosen gegeben haben. Beide wirkten durch die Gründlichkeit und Gediegenheit ihrer Untersuchungen und schafften bald ein grosses Material von Kenntnissen herbei. Metschnikoff untersuchte u. a. die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen, des Skorpions, der Insekten, der Medusen und Siphonophoren, der Spongien u. s. w., während Kowalevsky die Entwicklung des niedersten Wirbelthieres, des Amphioxus, entdeckte und ihre Aehnlichkeit mit derjenigen der Ascidien nachwies; er untersuchte ferner die Entwicklung von Coelenteraten, Rippenquallen, Brachiopoden, verschiedenen Würmern und Insekten, auch von mehreren Mollusken. Durch eine konsequente und detaillierte Bearbeitung der Embryologie dieser wirbellosen Typen mittels einer verfeinerten Technik gelang es Kowalevsky ähnliche Erscheinungen wie bei der Entwicklung der Wirbelthiere nachzuweisen und vor allem die Keimblättertheorie auf die Wirbellosen auszudehnen. In dieser Hinsicht haben alle späteren Forscher sich ihm angeschlossen.[3])

Im vorhergehenden Kapitel wurde der grosse Einfluss besprochen, den die von Darwin (1859) reformierte Descendenztheorie auf die

Embryologie ausgeübt hat. Ganz besonders machte sich dieser Einfluss nach der Verallgemeinerung der Keimblättertheorie durch Kowalevsky geltend, indem Haeckel bald seine bekannte Schrift „die Gastraea-Theorie“ (1874) veröffentlichte und schnell mehrere ähnliche Publikationen folgen liess;[4]) in diesen Schriften wurde die Abstammung aller Metazoën von einer hypothetischen, aus den zwei Keimblättern zusammengesetzten, der Gastrula entsprechenden Stammform (Gastraea) abgeleitet. Tiefe oder originale Gesichtspunkte sind in diesen Schriften weniger vorhanden; aber die Klarheit der Aufstellungen förderte; auch war z. B. die systematische Eintheilung der verschiedenen Furchungstypen ein wirkliches Verdienst, und durch ihren agitatorischen und polemischen Charakter riefen diese Schriften eine höchst lebhafte Diskussion hervor — in welcher z. B. Semper, Metschnikoff, Agassiz, Claus u. A. berechtigte Einwände gegen mehrere Haeckel'sche Deductionen geltend machten – und veranlassten neue Untersuchungen. Der Streit wurde damals mit einer grossen Heftigkeit geführt, und erst in der späteren Zeit kam man wieder auf eine ruhigere Betrachtung dieser Verhältnisse zurück.

1880—1881 gab Balfour das erste umfassende Lehrbuch der vergleichenden Embryologie heraus, ein epochemachendes Werk, sowohl durch die Gelehrtheit, mit der alle bis dahin erworbenen Kenntnisse zusammengestellt waren, wie auch durch die zahlreichen allgemeinen Betrachtungen. Später (1888—1893) haben Korschelt und Heider eine auch die neuere Litteratur gründlich berücksichtigende systematische Embryologie ausgegeben und dadurch jedem auf diesem Gebiete arbeitenden Forscher einen grossen Gefallen gethan. — Von einzelnen, in den letzten 15 Jahren erschienenen Werken, die grossen Einfluss geübt haben, seien nur genannt: O. u. R. Hertwig's Coelomtheorie (1881), deren Grundgedanke allerdings, wie in einem früheren Kapitel nachgewiesen, als verfehlt gelten muss, und die Schrift Kleinenberg's über die Entwicklung der Anneliden (1886), worin die Auflösung des sogen. mittleren Keimblattes vollzogen wurde, und worin zahlreiche andere gediegene und anregende Betrachtungen sich finden. Auch durch die ausgezeichnete Kritik,

welche er ausübt, ragt Kleinenberg hervor, gerade in unserer unkritischen Zeit; vielleicht gerade deswegen wurde aber diese Schrift bis jetzt bei weitem nicht genügend gewürdigt.

Im Laufe des letzten Dezenniums entwickelte sich eine ganz neue Richtung in der Embryologie, welche in der Zukunft sehr fruchtbringend zu werden verspricht. Es ist dies die experimentelle Richtung, deren Hauptresultate in diesem Buche eingehend berücksichtigt wurden. Ihr Urheber ist Roux; wichtige Beiträge in dieser Richtung haben ferner Born, Driesch, Chabry, Wilson, O. Hertwig u. A. geliefert. Besonders wenn es dieser Forschungsrichtung gelingt, sich von dem Einfluss der Naturphilosophie ganz frei zu machen und nicht durch allzu frühzeitige Generalisierungen den Werth ihrer Resultate zu beeinträchtigen, wird sie eine reiche Zukunft für sich haben.

Endlich haben wir noch der auffallenden Erscheinung zu gedenken, dass sich heutzutage wieder eine evolutionistische Schule in der Embryologie gebildet hat. In Bezug hierauf können wir uns kurz fassen. Denn diese Schule hat ganz dasselbe Verfahren, wie die alten Evolutionisten in Anwendung gebracht: sie verliess den Weg der Beobachtung und des Versuchs, um sich der weit bequemeren Spekulation zuzuwenden. Wie die alten Evolutionisten sagten: wir sehen zwar nicht die einzelnen Theile des fertigen Organismus im Ei, aber sie müssen doch da sein, so urtheilt man jetzt: die Zellen und Zellengruppen des fertigen Organismus müssen durch bestimmte kleinste Theilchen im Ei vorgebildet sein, und man operiert in der Beweisführung mit einer ganzen Anzahl von Begriffen („Biophoren“, „Determinanten“, einer „erbungleichen Theilung“, eines besonderen „Regenerationsplasma“ u. s. w.), von denen es äusserst fraglich ist, ob sie der Realität entsprechen. Wir hatten an mehreren Stellen dieses Buches Gelegenheit, auf die Trugschlüsse zu verweisen, zu welchen diese naturphilosophische Schule gekommen ist, und es ist dies kein Wunder; denn sie bedient sich einer ungesunden Methode des Denkens und Forschens.[5])

Anmerkungen

[1]) Eine lesenswerthe Biographie C. F. Wolff's findet sich in der Jenaischen Zeitschr. f. Mediz. u. Naturwiss. Bd. 4, 1868 (A. Kirchhoff, Caspar Friedrich Wolff, seine Leben und seine Bedeutung für die Lehre von der organischen Entwicklung).

[2]) v. Baer's Hauptwerk ist: über Entwicklungsgeschichte der Thiere, Beobachtung und Reflexion, I—II. Königsberg 1828—1837.

[3]) Als Kowalevsky's Hauptwerk muss genannt werden: Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden (Mém. de l'acad. impér. de St. Petersbourg. Sér. 7, Tom. 16, No. 12, 1871).

[4]) Jenaische Zeitschr. f. Mediz. u. Naturwiss. Bd. 8—9, 1874—1875.

[5]) Vergl. hierzu auch die Schrift O. Hertwig's, Zeit- und Streitfragen d. Biologie, I. Präformation oder Epigenese? Jena 1894.

Anhang

Anleitung zu einigen Beobachtungen und Versuchen

embryologische Gegenstände betreffend

1.

Für das Studium der Conjugation der Infusorien verwende man zunächst die Paramäcium-Arten (P. caudatum oder P. aurelia), einige der häufigsten Fäulniss-Infusorien. Maupas benützt, um den Kulturen die genügende Nahrung zu verschaffen, eine Lösung von gekochtem Mehl: darin entwickeln sich massenhaft Bakterien, welche die Hauptnahrung der Paramaecien ausmachen. Maupas kultiviert die Letzteren in kleineren Gläsern (die Mehllösung muss öfters erneuert werden). Aus mehreren solchen Kulturen mische man nun zum Zweck der Conjugation einige Individuen auf Objektträgern und stelle die Letzteren in die feuchte Kammer. Die in der geringen Flüssigkeitsmenge enthaltene Nahrung ist bald verbraucht, und — falls die Kulturen ein genügendes Alter hatten — die Conjugation tritt bald ein (bei P. caudatum fängt sie in den letzten Nachtstunden oder in den ersten Morgenstunden an und dauert 12—14 Stunden. Als Fixierungsmittel benutzt Maupas Sublimat, Hertwig Pikrinessigsäure — 1 Theil Eisessig auf 100 Theile gesättigter Pikrinsäurelösung — als Färbungsmittel verwendet Ersterer Methylgrün, Letzterer Boraxkarmin. Auch durch einfache Behandlung mit 1—2 $^0/_0$iger Essigsäure erhält man übrigens brauchbare Bilder; man versäume nicht die lebenden Paare (durch Pressung unter einem Deckglas mit Wachsfüsschen) zu untersuchen.

2.

Die Spermatozoën müssen zunächst in lebendem Zustande untersucht werden; sehr schön sind sie aus den Vesiculae seminales der Amphibien (namentlich der Schwanzlurche) zu haben, bei welchen sie durch besondere Grösse ausgezeichnet sind. Auch untersuche

man Samenfäden einiger wirbelloser Thiere, z. B. von Regenwürmern oder von der Branchiobdella (die an dem Schwanz und an den Kiemen des Flusskrebses schmarotzt). Bei den ersteren sind sie in reifem Zustande oft in den Samentaschen, in reifem und in unreifem Zustande in den Samenblasen zu finden (man schneide diese Organe ab, entleere ihren Inhalt und nehme ein wenig davon für die Untersuchung); bei der Branchiobdella steche man einfach das Hodensegment an und lasse den Samen ausfliessen (das Eintrocknen muss verhindert werden). Man untersuche die Spermatozoën und ihre Entwicklungsstadien theils lebend, theils setze man sie ganz kurze Zeit der Einwirkung von Osmiumsäuredämpfen aus; man kann sie nachher durch Alaunkarmin (schnell, unter Deckglas) färben. In dieser Weise erhält man Bilder ähnlich der Fig. 14.

3.

Für das Studium der Entwicklung der Spermatozoën von Ascaris megalocephala präpariere man schnell die Hodenröhren heraus und behandle sie theils (kürzere Zeit) mit Sublimat, theils (längere Zeit) mit Platinosmiumessigsäure (Hermann'scher Flüssigkeit), in welch letzterem Falle sie am besten mit rohem Holzessig nachbehandelt werden. Ersteres Verfahren ist für das Studium des Chromatins, letzteres für das Studium der achromatischen Substanzen zweckmässiger. In beiden Fällen werden Stücke der verschiedenen Abschnitte der Hodenröhren in Hämatoxylin gefärbt, in Paraffin eingebettet und auf dem Mikrotom in sehr dünne Schnitte zerlegt.

4.

Die Bildung der Richtungskörperchen studiert man am lebenden Objekte am leichtesten bei Seesternen. Schüttelt man ein reifes Ovarium eines Seesterns in Seewasser, so fallen zahllose Eier heraus, und viele derselben fangen sofort an, ihren Reifungsprozess durchzumachen. Man beobachtet, wie das Keimbläschen undeutlich wird und seine scharfe Grenze verliert, wie ferner der Keimfleck schwindet, und wie eine Spindel sich ausbildet, endlich wie die Richtungskörperchen hervorgetrieben und ausgestossen werden. Das geht alles im Laufe von 2—3 Stunden vor sich. Eier

in den verschiedenen Stadien können in Pikrinessigsäure fixiert und in Boraxkarmin gefärbt werden. — Für Ascaris megalocephala empfiehlt es sich, die Eiröhren 24 Stunden in der Pikrinessigsäure zu lassen (da die Membranen der Eier sehr schwer durchdringbar sind) und sie nach Färbung mit Boraxkarmin in Glycerin zu untersuchen.

5.

Künstliche Befruchtung lässt sich bei verschiedenen wirbellosen Thieren (Seesternen, Seeigeln, Röhrenwürmern, Chiton, Patella, Limulus u. a.), sowie auch bei vielen Fischen und Amphibien ausführen. Für das Studium der Befruchtungsvorgänge bieten unter den genannten Thieren die Echinodermen die besten Objekte dar. Die künstliche Befruchtung wird hier in folgender Weise ausgeführt Die, wenn reif, mit Eiern prall gefüllten, traubigen Ovarien der frisch eingefangenen Thiere werden in einer Schale mit reichlichem Meerwasser geschüttelt, wodurch die — mit blossem Auge als kleine, weisse Pünktchen sichtbaren — Eier massenweise herausfallen; grössere Gewebstücke müssen entfernt werden, da sie leicht Fäulniss veranlassen. Nun entleert man in ein anderes Gefäss mit reichlichem Wasser einen reifen Hoden in ganz derselben Weise; der Same entquillt ihm in Form dicker, weisser Wolken. Der Same wird nun in dem Wasser umgerührt und einigermaassen gleichmässig vertheilt, und man giesst danach eine ganz kleine Menge von diesem Sperma-haltigen Wasser in die die Eier enthaltende Schale über. Die Spermatozoën sind bei den Seeigeln im Laufe von 5—10 Minuten nach der Vermischung von Eiern und Samen in die reifen Eier eingedrungen; die erste Furchung ist schon nach $1^1/_4$—$1^1/_2$ Stunde vollendet. Die verschiedenen Stadien der Befruchtung studiere man nun theils an den lebenden Objekten, theils nach Fixierung und Färbung: alle 5 bis 10 Minuten lege man eine grössere Menge von Eiern in Pikrinessigsäure und färbe sie später in Boraxkarmin.

6.

Polysperme Befruchtung von Seeigeleiern kann leicht und einfach in folgender Weise zu Stande gebracht werden. Die frisch entleerten Eier kommen (5 Minuten bis 1 Stunde) in eine

0,5 %ige Lösung von Chloral in Meerwasser, werden daraus wieder in frisches Wasser gebracht und nun in gewöhnlicher Weise befruchtet. Schon am frischen Objekt sind die zahlreichen Strahlungen im Dotter bemerkbar; man beachte auch die bald eintretende, abnorme Furchung. Fixieren und Färben wie bei 5.

7.

Die Reifung und Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala unterlasse man nicht zu untersuchen; das Material ist überall und zu jeder Jahreszeit zu haben. Die Eiröhren werden den ganz frischen, lebenswarmen Thieren entnommen und entweder 24 Stunden lang in Pikrinessigsäure fixiert, woraus sie in 70 %igen Alkohol (der während 24 Stunden mehrmals gewechselt wird) übertragen und in Boraxkarmin gefärbt werden, oder sie werden einige Stunden in einem Gemisch von 5 Theilen Alc. abs. und 1 Theil Eisessig fixiert, woraus sie auf wenigstens 24 Stunden in eine Farbflüssigkeit von folgender Zusammensetzung übertragen werden: Vesuvin $^1/_4$ gr, Malachitgrün $^1/_4$ gr, Aq. destill. 100 gr, Glycerin 10 gr. In beiden Fällen erfolgt die Untersuchung in Glycerin, das man verdünnt zusetzt und allmählich konzentrierter werden lässt; beide Verfahren ergeben vortreffliche Bilder. Wenn man Eier verschiedenen Stellen der Eiröhre entnimmt, erhält man die verschiedenen Stadien der Reifung und Befruchtung; die Eihüllen sind so derb, dass man (um die Eier nur in einer Schicht zu erhalten) das Präparat mit dem Nagel stark quetschen kann. In dem Vesuvin-Malachitgrüngemisch werden die Chromosomen intensiv braun, die Attraktionssphären und Centrosomen grün. Man beachte auch die merkwürdig geformten Spermatozoën. — Von den Keimzonen und Wachsthumszonen der Hoden- und Eiröhren müssen, wie schon erwähnt, nach passender Fixierung feine Schnitte angefertigt werden.

8.

Man studiere sorgfältig die verschiedenen Arten der Furchung. Die aequale Furchung lässt sich an den Eiern vieler Hydroidpolypen und Medusen sehr gut beobachten, die adaequale Furchung an Echinodermeneiern nach vorgenommener künstlicher Befruchtung (5).

Um solche kleinere Eier längere Zeit am Leben zu erhalten, empfiehlt es sich, dieselben in eine kleine feuchte Kammer unter dem Mikroskop anzubringen: an dem Objektträger wird zu diesem Zwecke ein kleiner, geschliffener Glasring festgekittet, und an dessen oberer, geschliffenen Fläche das Deckglas mit einem hängenden Wassertropfen, in dem die Eier sich befinden, angebracht; in dem Raum unterhalb des Deckglases wird auf den Objektträger ein kleiner Algenfaden mit äusserst wenig Wasser gelegt, damit die Luft die genügende Feuchtigkeit habe. In dieser Weise lassen sich die Eier stundenlang lebend beobachten. Fixieren kann man sie meistens in sehr dünner Osmiumsäure oder in Flemming'scher Flüssigkeit.

Als Beispiele der inaequalen Furchung benützte man zunächst Amphibieneier (Frosch, Triton); vorzügliche Objekte sind auch Eier von Blutegeln (Nephelis, Clepsine) und von Schnecken (z. B. Planorbis). Bei grösseren Eiern darf man sich nicht auf die Beobachtung des lebenden Eies beschränken, sondern man muss die Eier fixieren (z. B. in Chromsäure, Osmiumsäure oder in Flemming'scher Flüssigkeit), in Alkohol härten und auf dem Mikrotom schneiden; bei der Einbettung in Paraffin ist auf eine sehr genaue Orientierung zu achten, wobei auf die Lehrbücher der allgemeinen mikroskopischen Technik verwiesen werden muss.

Für die Untersuchung der superficialen Furchung sind die leichtzugänglichsten Objekte die Eier der viviparen Blattläuse. Zerzupft man die ganzen Thiere in physiologischer Kochsalzlösung, so bekommt man Eier und Embryonen in verschiedenen Stadien zu Gesicht, und darunter auch solche, die der Fig. 54 ähnlich sind. Auch kann man die ganzen Blattläuse durch heisses Wasser tödten und nach Härten in Alkohol in Paraffin schneiden; auch in den Schnitten finden sich häufig Eier in der Furchung. Die Furchungen der meisten Eier von Insekten und Crustaceen können nur an Schnitten untersucht werden.

Für das Studium der discoidalen Furchung endlich sind die schönsten Objekte, die ich kenne, Eier von Tintenfischen (Sepia, Loligo), welche man am Mittelmeer im Frühjahr in grosser Anzahl haben kann. Nach Behandlung der Eier z. B. mit Pikrinschwefelsäure lässt sich die Keimscheibe leicht abziehen, und die

Anordnung der Furchungszellen kann mit grösster Deutlichkeit erkannt werden. Unter den Vögeln ist für das Studium der Furchung das Huhn weniger zu empfehlen, da die Furchung hier im Eileiter zu Ende gebracht wird; besser empfehlen sich frisch abgelegte Eier vom Sperling oder Wellenpapagei.

9.

Um die Einwirkung eines stärkeren, einseitigen Druckes auf die Furchung der Eier zu untersuchen, kann man verschiedene Methoden einschlagen, je nachdem man es mit kleineren oder mit grösseren Eiern zu thun hat. Was kleinere Eier (z. B. Echinodermeneier) betrifft, so braucht man nur eine mittelstarke Borste auf einen Objektträger zu legen, dann die befruchteten Eier in einem nicht zu grossen Wassertropfen neben jener anzubringen und schliesslich ein Deckglas auf Borste und Eier zu legen (so dass die Borste nahe an dem einen Rande desselben liegt). Von der Borste nach dem anderen Rande des Deckglases lassen sich dann alle möglichen Abstufungen der Druckwirkung beobachten. — Will man die Druckwirkung auf membranlos gemachte Seeigeleier untersuchen, so kann man nach Driesch dies in der Weise erreichen, dass man die Eier in dem Augenblick, wo sich die Befruchtungsmembran abhebt (ca. 3 Minuten nach dem Zusatz des Samens) 4 bis 5 Sekunden in einem Reagensglas schüttelt; die Membran berstet dann (trotz des Fehlens der Membran treten überzählige Spermatozoën nicht in den Dotter ein).

Um grössere Eier, wie z. B. Froscheier einem genügenden Drucke auszusetzen, muss man anders verfahren. Am besten thut man, an den Rändern eines Objektträgers zwei Glasleisten aufzukitten — die zweckmässigste Dicke derselben ist nach Born etwa 1,4 mm —; dann werden aus den trächtigen Eileitern eines Froschweibchens einige Eier herausgenommen und — vor oder nach der Befruchtung — auf dem Objektträger angebracht; dann wird ein anderer Objektträger darauf gelegt, und die beiden Objektträger werden nun mit Bindfaden oder mit Gummiringen fest aneinander geschnürt (Hertwig befruchtet die Eier in Uhrschälchen vor dem Komprimieren, Born erst nach vorgenommener Kompression). Einige der gepaarten

Objekte stelle man vertical, andere horizontal und beobachte nun den abweichenden Verlauf der Furchung. Zum Fixieren und Härten solcher Eier kann man sie mit den sie drückenden Platten zusammen in dünne Chromsäurelösung ($^1/_2$—$^1/_4$ %) einlegen.

10.

Zum Zweck des Destruierens einzelner Furchungskugeln des Frosches verfährt Roux folgendermaassen: die den Eileitern entnommenen Eier werden künstlich (mit Samen aus den Hoden oder aus den Vesiculae seminales) in einer flachen Schale mit wenig Wasser befruchtet; das Wasser wird darnach abgegossen, und nach $2^1/_2$—3 Stunden (bei gewöhnlicher Zimmertemperatur) beginnt die erste Furche sich zu zeigen; 20 Minuten danach kann man operieren. Zu diesem Zweck wird eine Nadel mit einer wenig oberhalb der Spitze befindlichen Messingkugel empfohlen; Kugel und Spitze der Nadel werden über einer Flamme erwärmt und nun rasch in das Ei (parallel der ersten Furche und oberhalb des Aequators) eingeführt; der Kern der einen Furchungszelle wird, falls die Nadel in seine unmittelbare Nähe kommt, durch Wärme getödtet. Man wiederhole den Versuch mehrmals, an verschiedenen Eiern; dadurch hat man eine grössere Sicherheit dafür, dass der Versuch jedenfalls an einigen Eiern gelingt (anfangs gelang der Versuch nur an 20 %, später an 80 % der von Roux operierten Eier). Eine halbe Stunde nach der Operation werden die Schalen zugedeckt; nach weiteren anderthalb Stunden wird Wasser auf die Eier gegossen. Am Abend und am nächsten Tag können die nur halb gefurchten Eier untersucht werden. Sie können in verschiedenen Stadien in Chromessigsäure oder in dünner Chromsäure fixiert werden. Näheres hierüber bei Roux, Anat. Anz., Bd. 9, 1894, No. 8—9.

Um die Destruktion von Furchungszellen an den viel kleineren Eiern der Ascidien zu erzielen, ging Chabry folgendermaassen vor. Er saugte die Eier in eine sehr feine, gläserne Capillarröhre ein, brachte dieselbe unter dem Mikroskop an und konnte nun mittelst einer höchst feinen Glasnadel die eine oder die andere Furchungskugel des in der Röhre festsitzenden Eies unter dem Mikroskop anstechen. Für Näheres über seine Apparate muss auf das Original verwiesen werden (Chabry, Journ. de l'anat. et de la physiol. Tom. 23, 1887).

Auch durch Schütteln der befruchteten Eier von Amphioxus oder von Echinodermen in einem Reagensglas lassen sich einzelne Furchungskugeln isolieren und kann die Entwicklung solcher weiter verfolgt werden (die Isolation geschieht bei Amphioxus durch viel weniger heftiges Schütteln als bei den Seeigeln). Durch Schütteln unbefruchteter Eier von Seeigeln können auch kernhaltige und kernlose Bruchstücke isoliert und nachträglich künstlich befruchtet werden.

11.

Für das Studium der Keimblätterbildung durch Immigration und Delamination müssen Eier von Medusen verwendet werden (man vergl. die Zeit der Eiablage verschiedener Formen bei Metschnikoff, Embryol. Studien an Medusen). Theils müssen die lebenden Eier und Larven studiert werden; theils können sie durch Osmiumsäure (in Dampfform oder flüssiger Form) getödtet werden (will man sie durch Osmiumdampf tödten, legt man einfach einen Objektträger mit dem die Eier enthaltenden, kleinen Wassertropfen nach unten über die Oeffnung einer Flasche mit Osmiumsäure). Solche abgetödtete Embryonen werden theils — in optischen Durchschnitten — als Ganzes betrachtet, theils durch leises Klopfen auf das Deckglas zerzupft, so dass einzelne Gruppen von Zellen isoliert werden; letztere Methode ist die beste, um die verschiedenen Stadien der Immigration der Zellen zu beobachten.

Für die Untersuchung der Gastrulation durch Einstülpung sind ausgezeichnete Objekte die Echinodermen (Eier von Seeigeln und von Seesternen, welche künstlich befruchtet werden). Bei dem gewöhnlichen Seestern der nordischen Meere (Asteracanthion rubens) ist die Einstülpung bei einigermaassen warmer Temperatur schon zwanzig Stunden nach der Entleerung der Eier deutlich; bei Echinus miliaris ist die Schnelligkeit der Entwicklung eine ähnliche. Ein anderes ausgezeichnetes Objekt wäre Sagitta; geschlechtsreife Sagitten legen ihre Eier in Gläsern mit Meerwasser häufig ab, in welchen sie gehalten werden; schon nach einigen Stunden sind oft Eier zu finden. Diese müssen lebend untersucht werden. — Für das Studium der Epibolie ist ein vorzügliches Objekt das Ei der Malermuschel; die Eier dieses Thieres werden

im Frühjahr in den äusseren Kiemen des Mutterthiers gefunden. Fixierung in schwacher Osmiumsäure (sehr kurz), Untersuchung in Glycerin.

Grössere Eier, an denen die Keimblätterbildung untersucht werden soll, müssen auf dem Mikrotom geschnitten werden; dabei ist auf eine sehr genaue Orientierung der Objekte ganz besonderes Gewicht zu legen. Bei länglichen Eiern (wie Insekteneiern), an welchen auch die Gastrula-Einstülpung in der Form einer langen Rinne auftritt, ist die Orientierung natürlich sehr leicht; bei kugligen Eiern bereitet sie aber oft Schwierigkeiten, und das Ei muss mittelst einer erwärmten Nadel in dem flüssig gehaltenen Paraffin in eine bestimmte, gleich zu notierende Lage gestellt werden. Als Objekte seien empfohlen: die Eier des Wassersalamanders (Triton punctatus), diejenigen des Kohlschmetterlings (Pieris brassicae); erstere können in Chromessigsäure, letztere in heisser Pikrinschwefelsäure fixiert werden; bei letzteren muss gleich nach der Fixierung die derbe Eihaut abpräpariert werden. Ferner: die Eier von Clepsine oder Rhynchelmis (letztere wird im Winter geschlechtsreif, und das Material ist nicht überall zu haben); diese sind in Chromessigsäure oder in Flemming'scher Flüssigkeit zu fixieren.

Für die richtige Orientierung der Keimscheibe des Vogeleies hat Duval folgende, sehr sinnreiche Methode angegeben. Es war eine Schwierigkeit, die zu überwinden früher Niemanden gelungen war, die kreisrunde Keimscheibe des Hühnereies für das Schneiden in bestimmter Weise zu orientieren. Duval ging nun davon aus, dass in der weit überwiegenden Anzahl der Eier (ca. 90 %) der Embryo eine bestimmte Stellung in Bezug auf die Axe des Eies einnimmt: er liegt quer zum längsten Durchmesser des Eies, in der Art, dass seine linke Seite dem stumpfen, seine rechte Seite dem spitzen Pole der Eischale zugekehrt ist; und er schloss nun sehr richtig, dass diese Orientierung aller Wahrscheinlichkeit nach auch für die früheren Stadien gelten müsse (was denn auch durch seine Untersuchungen sich bestätigte). Nur sehr selten liegt der Embryo ein wenig schräg, und äusserst selten liegt er quer, aber umgekehrt, mit der linken Seite gegen den spitzen Pol, oder endlich in der Längsrichtung der Eischale. Um nun ein richtiges Merkmal dafür

zu haben, wo der vordere und wo der hintere Pol der Keimscheibe liegt, bringt Duval (nach Oeffnung des Eies an der einen Seite, während der Dotter noch in der Eischale liegt) ein kleines, aus Papier hergestelltes, gleichschenkeliges Dreieck (von genügender Grösse, um die Keimscheibe ganz einzufassen) oben auf dem Dotter an, so dass es gewissermaassen eine kleine dreieckige Schale bildet, deren Boden von der Keimscheibe und von dem diese umgebenden Dotter gebildet wird (vorher wird mittelst einer Pipette etwas Eiweiss weggesaugt). Ist das Dreieck dem Dotter fest aufgesetzt, so wird mittelst einer Pipette 1 %ige Osmiumsäure in den von dem Dreieck umschlossenen Raum eingegossen; nach einigen Minuten, wenn der Boden des Dreiecks zu dunkeln anfängt, wird das Ganze (mit der Eischale) in ein Glas mit dünner Chromsäure gebracht; nun wird schnell der Dotter von dem Eiweiss und der Schale befreit und mittelst eines sehr konkaven Uhrschälchens in eine andere Schale mit Chromsäure überführt, in welcher er noch einige Tage verweilen muss; dann ist die Erhärtung genügend, um das durch seine schwärzliche Farbe scharf markierte Dreieck abnehmen zu können (das Papier fällt in der Chromsäure ab, aber der Boden ist nun genügend deutlich gefärbt). Indem nun das Papier-Dreieck in ganz bestimmter Stellung angebracht wurde (z. B. mit der Grundfläche dem vorderen Pol der Keimscheibe entsprechend), ist die Orientierung des schwarz gewordenen Dotterdreiecks ausserordentlich leicht. Es wird in Celloidin eingebettet und in Sagittal- oder Querschnitte zerlegt.

12.

Für das Studium der Differenzierung der Urgeschlechtszellen bei Ascaris megalocephala sind die in 7 genannten Methoden zu benutzen. Um die weiteren Entwicklungsstadien zu erhalten, entnimmt man die Eier frisch der Vulva und bringt sie (trocken) in ein Uhrschälchen, worin sie sich weiter entwickeln. Indem man diese Eier in eine Athmosphäre von Kohlensäure oder von Wasserdampf bringt, kann man die Entwicklung wenigstens 4 Wochen lang unterbrechen, ohne sie jedoch aufzuheben: werden die Eier wieder in die atmosphärische Luft gebracht, so geht die Ent-

wicklung wieder an, wie die Experimente von Hallez gezeigt haben (Mém. de la soc. des sc. de Lille. Sér. 4, Tom. 15, 1885).

Bei jungen, aus den Cocons herausgenommenen Regenwürmern (die nahe dem Ende des Coconlebens sind) erkennt man an Sagittalschnitten (nach Fixierung in Flemming'scher Flüssigkeit, Sublimat oder Pikrinschwefelsäure) die völlig gleich aussehenden Hoden (im 9. und 10.) und Ovarien (im 12. borstentragenden Segmente), beide grosskernige Urgeschlechtszellen enthaltend und der Hinterseite der Dissepimente aufsitzend. In jüngeren Stadien lassen sich Geschlechtszellen und Geschlechtsdrüsen nicht erkennen. — Bei 4 Tage lang bebrüteten Hühnchen erkennt man an Querschnitten durch die hintere Leibesregion zu jeder Seite des Darms die vorspringende Urogenitalleiste; an der mediaden Seite derselben ist das verdickte Keimepithel (modifiziertes Peritoneum) mit zahlreichen grösseren Urgeschlechtszellen („Ureiern") sichtbar.

13.

Für das Studium der Entwicklung des Wirbelthier-Nervensystems bildet das Hühnchen ein vortreffliches Objekt. Embryonen vom 2. Brütetag (30—48 Stunden) werden in Pikrinschwefelsäure oder in dünner Chromsäure mit dem Dotter fixiert und nach $^1/_2$ Stunde Aufenthalt in der Flüssigkeit vorsichtig vom Dotter abpräpariert; dann müssen sie einige weitere Stunden in der Fixierungsflüssigkeit verweilen. Man betrachte sie dann in toto und erkenne die — je nach dem Stadium — ganz oder halb offene oder ganz geschlossene Anlage des Centralnervensystems, sowie bei älteren Stadien die Differenzierung der verschiedenen Regionen desselben. Auch bereite man Embryonen für das Mikrotomieren vor und zerlege sie in Querschnitte. Diese sind äusserst instruktiv; es lässt sich an ihnen noch eine Reihe anderer wichtiger, embryologischer Verhältnisse erkennen.

Zum Vergleich untersuche man jüngere Embryonen von Knochenfischen (am besten Lachs oder Forelle), fixiere sie in Pikrinschwefelsäure und zerlege sie in Querschnitte. Man beachte die ursprüngliche Solidität zahlreicher Organe (Centralnervensystem, primäre Augenblase, Linse u. s. w.), welche bei den meisten anderen Wirbelthieren vom Anfang an hohl sind.

Für das Studium der Entwicklung des Nervensystems der Anneliden sind gute und leicht zugängliche Objekte die Regenwurm-Embryonen. Junge, ovale Embryonen werden aus dem zähen Eiweiss der Cocons mittelst einer Pipette herausgefischt, in physiologische Kochsalzlösung gebracht und wenige Minuten in Flemming'scher Flüssigkeit fixiert. Nach Auswaschen in destilliertem Wasser wird die Bauchwand der Embryonen abpräpariert und ungefärbt in Glycerin untersucht (das Glycerin muss erst allmählich konzentrierter werden). Man erkennt die häufig in Theilung begriffenen Teloblasten und die von ihnen ausgehenden Zellreihen, deren mediadste die Anlage des Bauchstrangs darstellt; an grösseren Embryonen sieht man jene vorn in den Bauchstrang sich fortsetzen. Man fertige auch Querschnittserien und sagittale Längsschnittserien an und erkenne an solchen zugleich, dass die Anlagen des Gehirns und des Bauchstrangs anfänglich völlig getrennt sind; auch beachte man die Differenzierung der inneren Muskelplatten in Ursegmente und die Spaltung dieser. — Ein anderes treffliches Objekt für das Studium der Teloblasten und des Wachsthums durch regelmässig angeordnete Zellreihen sind die Embryonen von Mysis (auch hier wird der Keimstreifen abpräpariert und kann vor der Untersuchung in toto durch Hämatoxylin oder Alaunkarmin schwach gefärbt werden).

14.

An Hühnerembryonen studiere man auch die Bildung des Auges und des Ohres. Die primitiven Augenblasen sind etwa am Ende des zweiten Tages sehr deutlich; bei denselben Embryonen ist die Anlage des Gehörorgans eine weit offene Grube. Am 3. Tag erfolgt die Einstülpung der Linse vom Ektoderm aus (offene Linsengrube), sowie die Bildung des sekundären Augenbechers durch Einstülpung der Augenblase in sich selbst; die Gehörgruben schnüren sich fast vom Ektoderm ab. Weitere interessante Stadien am 4. Tage. Behandlung wie bei den Hühnerembryonen in 13.

15.

Die Entwicklung und Differenzierung des sogenannten Mesoderms bei den Wirbelthieren studiere man theils

an Embryonen von Salamandern (Triton), theils an Hühnerembryonen (Behandlung wie oben angegeben). Bei letzteren ist der Primitivstreifen schon am ersten Brütetage entwickelt (besonders während der letzten Hälfte desselben); die Ursegmente und Seitenplatten sind am 2. Tage sehr schön entwickelt; die weitere Differenzierung derselben kann dann am 3. und 4. Tage verfolgt werden. Die Untersuchungen sind hauptsächlich an Querschnitten anzustellen; doch müssen die Embryonen in toto als durchsichtige und undurchsichtige Objekte betrachtet werden, und Längsschnitte müssen auch untersucht werden. — Die Bildung der Ausstülpungen vom Blastoporus aus erkennt man bei Triton am besten an Horizontalschnitten von Stadien, in welchen der Blastoporus schon stark verengt, und die Rückenrinne vor jenem sichtbar geworden ist. Die Abgrenzung der Ursegmente findet in einem Stadium statt, in welchem die Medullarfurche schon dem Verschlusse nahe ist; man wähle also nach Betrachtung von der Oberfläche die richtigen Stadien aus und mache Schnittserien nach verschiedenen Richtungen. Nach O. Hertwig's Arbeit (Jenaische Zeitschr., Bd. 15, 1881, sowie auch: Studien zur Blättertheorie, Heft 5) kann man sich sehr gut orientieren.

Die beiden von den Brüdern Hertwig als „Mesenchym“ und „Mesoblast“ unterschiedenen Arten des sogenannten Mesoderms lernt man am leichtesten bei Echinodermen (Asteriden, Echiniden) kennen. Bei Seeigeln z. B. fangen die „Mesenchymzellen“ schon an, in die Furchungshöhle einzuwandern, bevor noch die Gastrula-Einstülpung recht deutlich geworden ist; man beachte auch ihre weiteren Veränderungen: wie sie ein schönes Gallertgewebe bilden und Kalknadeln abscheiden. Etwa am Anfang des 3. Tages nach der künstlichen Befruchtung fängt das blinde Ende des Urdarms an, sich abzuschnüren und stellt bald eine allseitig geschlossene Blase dar; diese zerfällt sehr bald in eine rechte und eine linke Hälfte; beide wachsen stark an, und die linke zerlegt sich später in eine vordere und eine hintere Hälfte, von denen jene die Anlage des Wassergefässsystems, diese, sowie wohl die ganze rechte Blase, Peritonealblasen sind, deren Hohlraum die spätere Leibeshöhle wird. Diese Beobachtungen lassen sich am besten an den lebenden Objekten anstellen.

16.

Für Studien über Resorption und Regeneration der Gewebe sind die Larven von Fröschen und Wassersalamandern klassische Objekte geworden. Die Resorption der Gewebe wird an Schnitten (Quer- und horizontalen Längsschnitten) durch in verschiedenen Stadien der Rückbildung begriffene Schwänze untersucht. Die Regeneration kann einfach durch Versuche studiert werden, indem man Schwänze und Gliedmaassen abschneidet; sie wachsen dann wieder ganz aus — allerdings vermögen nur junge Froschlarven die Extremitäten zu regenerieren, ältere dagegen nicht — und man kann die betreffenden Körpertheile in verschiedenen Stadien fixieren und an Schnitten untersuchen (Fixierung in Flemming-scher Flüssigkeit oder in dünner Chromsäure).

17.

Das Experiment, eine Hydra umzustülpen, wurde gewöhnlich in folgender Weise ausgeführt: man stülpt die Fussscheibe mittelst einer steifen Borste in die Darmhöhle ein; indem die Borste immer weiter vorgeschoben wird, wird schliesslich der Polyp ganz umgestülpt, sodass das Ektoderm nach innen, das Entoderm nach aussen zu liegen kommt. In dieser Stellung wird nun das Thier mittels einer sehr feinen, silbernen Nadel quer durchbohrt, sodass es sich nicht ohne Weiteres wieder umstülpen kann. Nun wird es zu verschiedenen Zeitpunkten beobachtet oder es werden verschiedene umgestülpte Thiere an verschiedenen Zeitpunkten in Flemming'scher Lösung oder in Osmiumsäure fixiert und in Schnitte zerlegt. Näheres hierüber in den oben citierten Schriften von Nussbaum und Ischikawa.

Sach-Register

Abspaltung (der Keimblätter) 105.
Ascaris, Befruchtung 47—48.
„ Eireifung 36—39.
„ Geschlechtszellen 129—131.
„ Spermatozoënbildung 25—28.
Adaequale Furchung 75, 76.
Aequale Furchung 71—75.
Akera bullata, Furchung 75.
Alecithale Eier 70.
Alytes, Furchung 81.
Amnion 191, 192.
Amphiblastula 78.
Amphioxus, Keimblätter 109.
„ Furchung 76.
„ Blastoporus 124.
Anale Gastrula 124.
Animalculisten 261.
Archenteron 108.
Archiblast 170.
Archiblastula 78.
Artemia, Eireifung 57.
Arterienbogen 245.

Baer'sche Höhle 73.
Barockfurchung 48, 49.
Befruchtungsmembran 45.
Bigeminale Entwicklung 264.
Bildungsdotter 31, 66.
Biophoren 269.
Blastoderm 73.
Blastoporus 108, 123—126.
Blastosphaera 73.
Blastula 73.
Bonellia, Keimblätter 111.

Caecilien, Furchung 81.
Canalis neurentericus 124.
Centrenquadrille 45.
Centrolecithale Eier 71.
Chorion 32.
Cladoceren, Furchung 88.
Coelomtheorie 172 ff.
Comatula, Entwicklung 247.
Conjugation 8—13, 17—19.
Copulation 20.
Cytophor 29.
Cytotropismus der Zellen 85.

Darmfaserplatte 155 ff.
Delamination 105.
Descendenztheorie 252, 267.
Determinanten 269.
Diblastula 107.
Dicyemiden 146.
Discoidale Furchung 89—93.
Discus proligerus 68.
Dissepimente 155.
Dissogonie 243.
Dotterhaut 32.
Dotterkern 83.
Dotterzellen 89, 93.

Echte Epithelien 170.
Eikern 35, 45.
Einwanderung der Entodermzellen 103—105.
Einstülpung des Entoderms 107 ff.
Ektoderm 103.
Embolie 110.
Empfängnisshügel 43.

Endothelien 170.
Enterocoelier 175.
Entoderm 103.
Ependym 140.
Epigenesislehre 263.
Epiblast 103.
Epibolie 103, 111.
Erbungleiche Theilung 269.
Evolutionisten 261.
Exogastrula 212.

Follikelzellen (bei Salpen) 83.
Furchungshöhle 73.
Furchungskugeln 72.
Furchungszellen 72.

Gasträatheorie 119.
Gastrula 108, 123.
Gastrularaphe 124.
Gefässschicht 169.
Gemmulae 241.
Generatio aequivoca 259.
Generationswechsel 231.
Geryoniden, Keimblätter 106.
Geschlechtszellen 15—16, 21 ff, 128 ff.
Gonium 121.
Granulosazellen 171.

Hauptkeim 170.
Hauptkern der Infusorien 11.
Hautplatte 155.
Hautschicht 169.
Hautsinnesblatt 169.
Heterogonie 235 ff.
Heteromorphose 229.
Histologische Sonderung 136, 264.
Holoblastische Eier 71.
Hydatina, Geschlechtsdifferenzierung 134.
Hydroiden 74, 94, 135.
„ Umstülpung der Keimblätter 223, 286.
Hypotrope Immigration 104.

Imaginalscheiben 219.
Immigration der Entodermzellen 103–105.
Inaequale Furchung 76 ff.
Invagination 103, 107 ff.

Keimblase der Säugethiere 115.
Keimbläschen 31.
Keimblätter 102, 119.
Keimfleck 32.
Keimhaut, primäre 73.
Keimscheibe 68, 90.
Keimwall 169.
Keimwulst 169.
Kiemenbogen 244.
Kiemenspalten 244.
Knospung 232.
Körnchenkugeln 218.

Lepidosteus, Furchung 80, 81.
Lineus, Furchung 72, 73.
„ Keimblätter 107, 108.
Linse, Entwicklung 144.

Makromeren 111.
Medullarfurche 136.
Medullarrohr 136.
Medullarwulst 136.
Meroblastische Eier 71.
Merocyten 57, 71, 100.
Mesenchym 173.
Mesenteron 144.
Mesoblast 168, 173.
Metagastrula 114.
Microgromia 6, 7.
Mikropylen 33.
Mittleres Keimblatt 168.
Morphologische Sonderung 136, 264.
Morula 74.
Mosaiktheorie 207.
Multipolare Immigration 104.
Muskelplatten 153 ff.
Myoblasten 153.

Nahrungsdotter 32, 65 ff.
Nebenkeim 170.
Nebenkern der Infusorien 11.
Neuralreihen 141.
Neuroblast 141.
Nervensystem, Entwicklung 136 ff.
Nudibranchien, Entwicklung 248, 255.

Orale Gastrula 123.
Oralplatten der Crinoideen 254.
Orthonectiden 147.
Ovisten 261.

Ovocentrum 45.
Ovocyten 34.
Ovogonien 33.

Paedogenese 237.
Pandorina 13 ff.
Parablast 170.
Parablastentheorie 169 ff.
Paramaecium 10, 11.
Parthenogenese 53, 236.
Partielle Furchung 71, 86.
Pentacrinus 247.
Phagocyten 217 ff.
Plakula 74.
Planula 105, 121.
Planorbis, Furchung, Keimblätter 78, 110, 150.
Pluteus 214.
Polycladen 166.
Polyspermie 48 ff.
Postgeneration 207.
Prädelineationstheorie 260.
Präformationstheorie 261.
Primäre Sonderung 264.
Primordialschädel 247.
Primitivstreifen 161.
Proctodaeum 144.
Pronucléus mâle 45.
,, femelle 45.
Pseudocoel 175.
Pseudocoelier 175.
Pseudogastrula 114.
Purkinje'sches Bläschen 31.

Radiale Furchung 84.
Rauber'sche Deckschicht 114.
Regenerationsplasma 196, 269.
Reguläre Furchung 75.
Rhizocrinus 247.
Richtungskörperchen 34 ff.

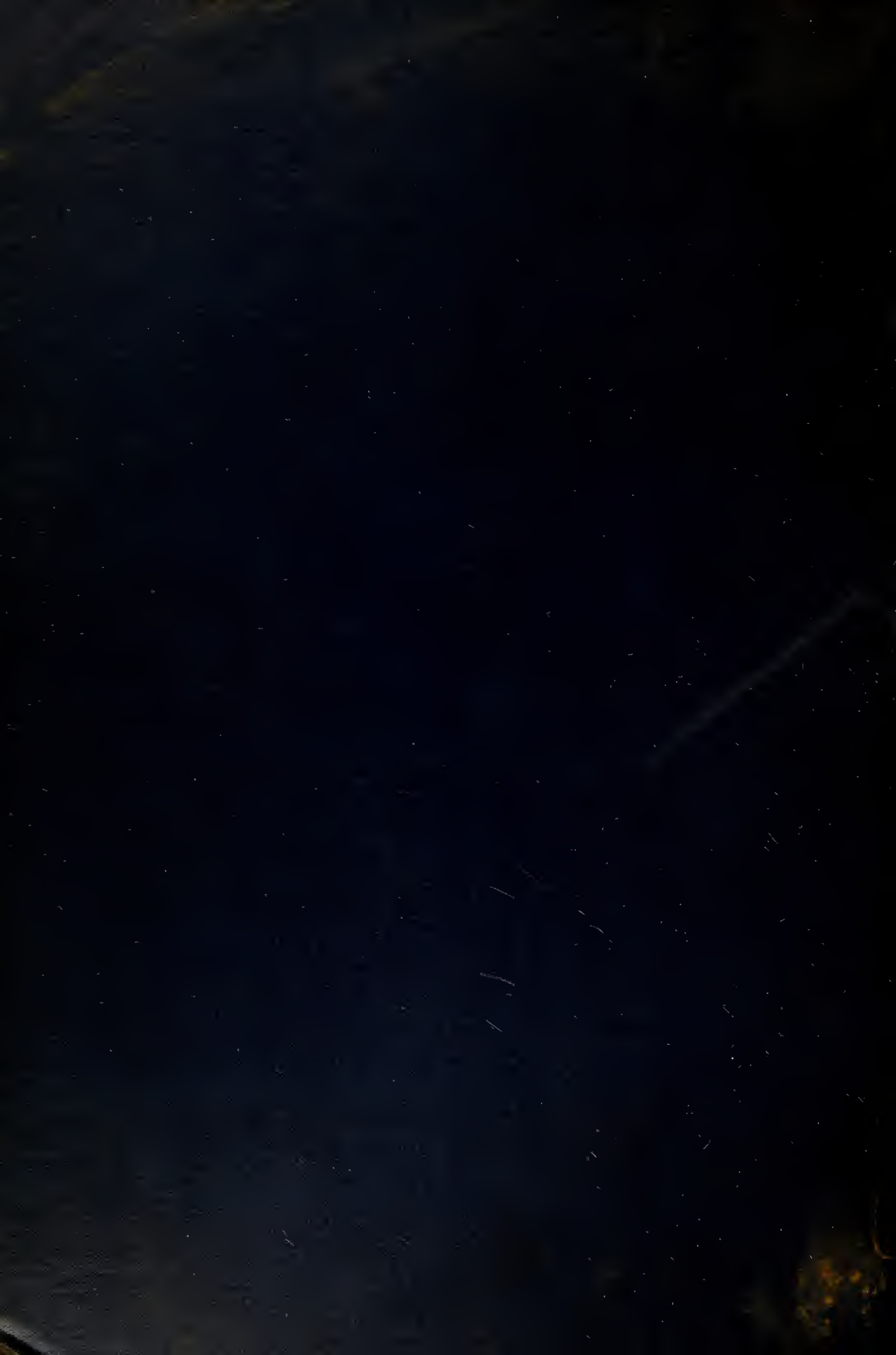
Schleimschicht 169.
Seeigel, Befruchtung 43 ff.
Seestern, Ei 31.
Segmentalorgane 156.
Seitenplatten 163.
Sekretgewebe 159.
Sekundäre Dotterfurchung 87, 89.
Serosa 191, 192.
Sinnesorgane, Entwicklung 143.
Somatische Zellen 16, 17, 128.
Spermakern 45.
Spermatiden 27.
Spermatocyten 26.
Spermatogemme 29.
Spermatogonien 26.
Spermatozoën 22 ff.
Spermocentrum 45.
Spiralige Furchung 84.
Stationärer Kern 11.
Statoblasten 238 ff.
Stomodaeum 144.
Stör, Furchung 80.
Subgerminalhöhle 113.
Substitution der Organe 257.
Superficiale Furchung 86 ff.

Teloblasten 151, 153, 157.
Tricladen, Furchung 81.

Überexcitation, sexuelle 18.
Überfruchtung 48.
Umwachsung 103, 107, 111.
Urdarm 108.
Urmund 108.
Ursamenzellen 26.
Urwirbel 162.
Ursegmente 154, 162.
Urzellen des Keimstreifens 151 ff.

Vegetative Zellen 16, 128.
Volvox 15.
Vorkerne 48.
Vorticelliden 12.

Wanderkern 11.

Zona pellucida 32.
Zoospermien 22.
Zygose 8.
Zygospore 11.

WELLCOME LIBRARY INSTITUTE